

**UNIVERSITÉ DU QUÉBEC**

**MÉMOIRE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES**

**COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT**

**PAR**

**MARC BERGERON**

**IMPACTS DE L'INTRODUCTION DU MULET À CORNES, *Semotilus atromaculatus*,  
ET DE LA MORPHOMÉTRIE DES LACS, SUR LA FAUNE PARASITAIRE DE  
L'OMBLE DE FONTAINE, *Salvelinus fontinalis*, DANS LES LACS DU BOUCLIER  
LAURENTIEN**

**DÉCEMBRE 1996**

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## RÉSUMÉ

Parmi les facteurs invoqués pour expliquer la structure des communautés parasitaires des lacs, on retrouve la composition de la faune ichthyenne et les parasites qui sont échangés entre espèces de poissons, les habitudes alimentaires des poissons et la morphométrie des lacs. Le mulot à cornes, *Semotilus atromaculatus*, a été introduit dans plusieurs lacs à omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, du bouclier laurentien. Dans ces lacs, le mulot compétitionne avec l'omble pour les ressources benthiques et induit chez l'omble un déplacement de sa niche alimentaire vers le zooplancton. Dans ce contexte, les objectifs de ce mémoire ont été de (1) déterminer si les parasites du mulot avaient réussi à coloniser les lacs du bouclier laurentien, (2) d'établir si les deux espèces de poissons s'échangeaient des parasites, (3) de vérifier l'impact du déplacement de niche alimentaire de l'omble sur sa faune parasitaire et (4) d'évaluer l'importance de la profondeur moyenne des lacs comme facteur structurant les communautés parasitaires de l'omble de fontaine. Un lac peu profond et deux lacs profonds à omble de fontaine, de même que trois lacs à omble de fontaine et à mulot à cornes (un profond et deux peu profonds), ont été échantillonnés. La banque de Dubois *et al.* (1996), qui ont comparé la faune parasitaire de l'omble de fontaine dans trois lacs contenant de l'omble et trois lacs contenant de l'omble et du meunier noir, *Catostomus commersoni*, a également été utilisée afin d'augmenter le nombre de plans d'eau lors des études de l'effet de la diète et de la profondeur moyenne des lacs sur la faune parasitaire de l'omble (objectifs 3 et 4). Onze espèces de parasites ont été retrouvées chez le

mulet à cornes et quatorze ont été retrouvées chez l'omble de fontaine. En se basant sur l'histoire naturelle des parasites identifiés, il a été déduit que huit des onze espèces de parasites retrouvées chez le mulet ont réussi à coloniser les lacs du bouclier laurentien. Deux de ces espèces ont été échangées avec l'omble et deux espèces de l'omble ont été échangées avec le mulet. L'omble de fontaine vivant en allopatrie contenait plus de parasites à hôtes intermédiaires benthiques que l'omble retrouvé en sympatrie avec le mulet à cornes ou le meunier noir. La différence était significative lorsque les populations allopatriques à omble étaient comparées aux populations sympatriques à omble et à mulet. Une agglomération hiérarchique a aussi démontré que la structure de la communauté parasitaire de l'omble était influencée par la structure de la communauté ichtyenne. La plupart des stades larvaires de parasites étaient retrouvés en faible abondance ou étaient absents des ombles des lacs profonds, ce qui suggère que les hôtes définitifs de ces parasites (oiseaux et mammifères piscivores) n'étaient pas communs dans ces habitats. La faune parasitaire de l'omble de fontaine a été altérée par l'échange de parasites avec le mulet à cornes, par son déplacement de niche alimentaire en présence du mulet, de même que par des variations inter-lacs dues à la profondeur moyenne. Ces résultats suggèrent que la structure des communautés parasitaires de poissons est contrôlée par une combinaison de facteurs biotiques et abiotiques, et non par un seul facteur comme le suggère souvent la littérature.

## AVANT-PROPOS

En plus de se conformer aux exigences et modalités liées à la présentation du travail de recherche sous la forme d'article scientifique, ce mémoire renferme une revue de la littérature pertinente au sujet. Il s'agit d'une mise à jour de la revue de littérature exigée et présentée dans le cadre du cours Présentation du projet de recherche, ECL-6005. Cette mise à jour est destinée à faciliter l'accès à la documentation pertinente reliée à ce mémoire pour ceux qui s'intéresseront à ce sujet dans l'avenir.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes codirecteurs, les docteurs Pierre Magnan (Université du Québec à Trois-Rivières) et David J. Marcogliese (Environnement Canada), pour leur confiance, leur disponibilité, leur soutien logistique et leur soutien moral. Leurs précieux conseils auront largement contribué à ma formation scientifique. Je tiens également à remercier les docteurs Dan McLaughlin (Université Concordia) et Michael Burt (Université du Nouveau-Brunswick) pour m'avoir accueilli dans leurs laboratoires et pour la formation qu'ils m'ont donnée en parasitologie. Je tiens à remercier tout spécialement Michèle Lapointe, Serge Verville, Pierre East et Yannick Paquette, membres du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques, ainsi qu'Anne Bergeron, sans qui mon travail sur le terrain eût été impossible. Je remercie aussi les autres membres du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques, de même que les membres de mon comité d'orientation, pour leur intérêt, leurs critiques constructives et leurs encouragements constants à mon égard. Je remercie également Violette Lemay, Jacques Archambault et Côme Garceau, du Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec, de même qu'Élaine Albert, du Ministère des Pêches et Océans (Canada), pour leur support logistique. Je tiens finalement à étendre mes remerciements aux membres du Département de chimie-biologie qui ont su rendre des plus intéressants mon séjour à l'Université du Québec à Trois-Rivières.

## TABLE DES MATIÈRES

	Page
RÉSUMÉ.....	ii
AVANT-PROPOS.....	iv
REMERCIEMENTS.....	v
TABLE DES MATIÈRES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES FIGURES.....	ix
1. CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1. Problématique.....	2
1.1.1. Impact de l'introduction du mulet à cornes.....	2
1.1.2. Impact de la morphométrie des lacs.....	3
1.2. Revue de la littérature.....	4
1.2.1. Facteurs responsables de la structure des communautés parasitaires.....	4
1.2.2. Colonisation des lacs par les parasites.....	20
1.2.3. Échanges de parasites entre hôtes.....	21
1.2.4. Effet de la diète de l'hôte sur la composition de sa faune parasitaire.....	26

1.2.5. Effet de la profondeur moyenne d'un lac sur sa communauté parasitaire.....	30
2. CHAPITRE II	
IMPACTS DE L'INTRODUCTION DU MULET À CORNES, <i>Semotilus atromaculatus</i> , ET DE LA MORPHOMÉTRIE DES LACS, SUR LA FAUNE PARASITAIRE DE L'OMBLE DE FONTAINE, <i>Salvelinus fontinalis</i> , DANS LES LACS DU BOUCLIER LAURENTIEN.....	31
Page titre.....	32
2.1. Abstract.....	33
2.2. Introduction.....	36
2.3. Material and methods.....	38
2.4. Results.....	44
2.5. Discussion.....	56
2.6. Acknowledgements.....	66
2.7. References.....	66
3. RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	75
4. RÉSUMÉ DÉTAILLÉ EN FRANÇAIS.....	85



## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
I. General characteristics of the study lakes.....	41
II. Prevalence of parasite species found in creek chub, <i>Semotilus atromaculatus</i> , (n = 20 fish per lake).....	46
III. Prevalence and abundance ( $\pm$ 1 S. D.) of parasite species found in brook trout, <i>Salvelinus fontinalis</i> , (n = 20 fish per lake).....	47
IV. Mean abundance of brook trout, <i>Salvelinus fontinalis</i> , parasites in different lake types from the Laurentian Shield.....	50
V. Mean abundance of brook trout, <i>Salvelinus fontinalis</i> , parasites from shallow (< 8 m mean depth) and deep (> 8 m mean depth) lakes of the Laurentian Shield .....	52
VI. Mean number ( $\pm$ 1 S. D.) of brook trout, <i>Salvelinus fontinalis</i> , parasites acquired by feeding on zoobenthic and zooplanktonic intermediate hosts in brook trout lakes (BTL) and creek chub, <i>Semotilus atromaculatus</i> , and brook trout lakes (CCL) .....	54

## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1. Cluster analysis (single linkage between groups; euclidean distances) performed with the abundances of the most common brook trout parasite species per lake.....	55

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

## 1.1. Problématique

### 1.1.1. Impact de l'introduction du mulot à cornes

Beaucoup de lacs du bouclier laurentien contiennent plus d'une espèce de poissons. Toutefois, il est fréquent que certains d'entre-eux soient composés d'une espèce indigène, l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, vivant en sympatrie avec une ou plusieurs espèces introduites. Ces introductions ont été faites il y a environ 70 ans par les pêcheurs utilisant des poissons-appâts dont certains cyprinidés et catostomidés. Ces introductions ont eu des effets significatifs sur les populations d'ombles de fontaine. Par exemple, l'introduction du meunier noir, *Catostomus commersoni*, entraîne un déplacement de la niche alimentaire de l'omble de fontaine du zoobenthos vers le zooplancton (Magnan, 1988, 1989; Tremblay et Magnan, 1991). Les mêmes études ont aussi démontré qu'en présence du mulot à cornes, *Semotilus atromaculatus*, une autre espèce de poissons-appâts fréquente dans ces lacs, l'omble de fontaine déplace aussi sa niche alimentaire du zoobenthos vers le zooplancton, mais ce déplacement n'est que partiel, en raison du fait que le mulot à cornes est un compétiteur inférieur au meunier noir (Magnan, 1988, 1989; Tremblay et Magnan, 1991). Sachant que bon nombre des parasites métazoaires que possède un poisson lui sont transmis par l'alimentation, il devenait intéressant d'étudier l'effet du changement de niche alimentaire de l'omble de fontaine sur sa faune parasitaire. À cet égard, une étude récente visant à mettre en évidence l'impact de l'introduction du meunier noir sur la communauté parasitaire de l'omble de fontaine a suggéré que les parasites métazoaires des catostomidés

avaient effectivement réussi à coloniser les lacs à omble de fontaine, sans toutefois qu'il y ait d'échanges importants de parasites entre les deux espèces de poissons (Dubois *et al.*, 1996). La même étude a aussi démontré que le déplacement de niche alimentaire de l'omble avait diminué le recrutement des parasites transmis par le benthos et augmenté le recrutement des parasites transmis par le zooplancton.

À la lumière des éléments présentés au paragraphe précédent, les trois premiers objectifs poursuivis par ce projet ont été: (1) de déterminer si les parasites du mulot à cornes avaient réussi à coloniser les lacs du bouclier laurentien, (2) de déterminer s'il y avait eu échanges de parasites entre le mulot à cornes et l'omble de fontaine et (3) d'évaluer l'effet du déplacement de niche alimentaire de l'omble de fontaine sur sa faune parasitaire, lorsque celui-ci est en présence du mulot à cornes.

### 1.1.2. Impact de la morphométrie des lacs

Des travaux récents tendent à démontrer que la profondeur moyenne d'un lac a un effet déterminant sur la structure de sa communauté parasitaire (Marcogliese et Cone, 1991b). Un lac peu profond comporterait une communauté parasitaire composée d'une proportion plus importante de stades larvaires de parasites ayant pour hôtes définitifs des oiseaux et mammifères piscivores qui eux, sont caractéristiques de ce milieu (Marcogliese et Cone, 1991b). Ces lacs ont généralement une plus grande zone littorale et supporteraient par conséquent de plus grandes populations d'oiseaux et de mammifères piscivores. Dans ces lacs, la faune parasitaire serait plutôt caractéristique des parasites qui ont pour hôtes intermédiaires des éléments du zoobenthos et l'omble de fontaine. Par contre, un lac profond supportant une faible zone littorale,

comporterait une communauté parasitaire caractéristique des parasites qui ont pour hôtes intermédiaires des éléments du zooplancton, en raison d'une moindre accessibilité du zoobenthos pour l'omble de fontaine (Marcogliese et Cone, 1991b). La faune parasitaire de l'omble de fontaine devrait alors être composée d'une plus forte proportion de stades adultes terminant leur cycle vital dans le poisson, contrairement à un lac peu profond où le développement des parasites se termine à l'intérieur des oiseaux et des mammifères.

Le quatrième objectif de ce projet visait donc à vérifier si la profondeur moyenne des lacs affectait la structure de la communauté parasitaire de ceux-ci.

## 1.2. Revue de la littérature

### 1.2.1. Facteurs responsables de la structure des communautés parasitaires

Certains auteurs rapportent que la plupart des études de parasitologie des poissons se sont principalement attardées à des systèmes à un hôte et un parasite, que certains qualifient d'études de dynamique de populations autécologiques (Kennedy, 1981; Holmes et Price, 1986). Ces études portent essentiellement sur la dynamique de population d'une espèce de parasite en particulier, sur la prévalence et l'intensité moyenne d'infection d'une seule espèce de parasite et sur des inventaires de parasites se rapportant à une seule espèce de poisson à la fois (Kennedy, 1981; Holmes et Price, 1986). Bien que contribuant à la compréhension des structures de communautés parasitaires<sup>1</sup> (un peu à la façon dont les différents morceaux d'un casse-tête donnent une image

---

<sup>1</sup> Il est à noter que certains auteurs, tel que Dogiel (1961), préfèrent utiliser le terme parasitocoenose pour référer aux assemblages de parasites, puisque la notion de communauté implique que les membres de celle-ci sont liés par des relations hiérarchiques de niveaux trophiques, ce qui n'est pas le cas chez les parasites (qui sont tous situés au même niveau trophique). Puisque ce terme a perdu la faveur de bien des parasitologistes, l'expression communauté parasitaire sera ici maintenue.

partielle de l'objet final), ces études s'avèrent en pratique peu utiles pour la compréhension de la dynamique des communautés parasitaires, en raison justement de leur caractère trop limité (Kennedy, 1981). C'est pourquoi plusieurs auteurs favorisent plutôt une approche synécologique pour l'étude des communautés parasitaires (Kennedy, 1981; Holmes et Price, 1986; Janovy *et al.*, 1992). Cette approche offre l'avantage de faire un parallèle avec les communautés écologiques familièrement rencontrées, d'où la possibilité d'extraire des éléments de structure des communautés parasitaires.

Pour obtenir un maximum d'informations sur les communautés parasitaires, comme les interactions entre parasites par exemple, certains écoparasitologistes suggèrent que l'étude des parasites doit se faire au niveau de l'infracommunauté, c'est-à-dire au niveau de l'ensemble des populations de parasites d'un individu hôte (Bush et Holmes, 1986; Holmes et Price, 1986; Esch et Fernández, 1993). De plus, si l'on s'intéresse à la structure des communautés parasitaires d'un écosystème, l'étude doit être orientée vers un niveau supérieur, soit celui de la communauté composée qui, telle que définie par Holmes et Price (1986), représente l'ensemble des parasites d'une communauté d'hôtes (Holmes et Price, 1986; Esch et Fernández, 1993)<sup>2</sup>. L'avantage d'étudier les communautés parasitaires au niveau de la communauté composée est que c'est précisément à ce niveau que les caractéristiques ayant des effets potentiels sur les communautés parasitaires peuvent être identifiées (Esch, 1971; Holmes, 1979; Holmes et Price, 1986).

---

<sup>2</sup> En fait, Bush et Holmes (1986) introduisent une classification hiérarchique afin de mieux comprendre la structure et la dynamique des communautés parasitaires. Ils définissent d'abord l'infracommunauté comme l'ensemble des populations de parasites d'un hôte donné (Bush et Holmes, 1986; Holmes et Price, 1986; Esch et Fernández, 1993). Subséquemment, Holmes et Price (1986) ont désigné l'ensemble des infracommunautés d'une population d'hôtes comme étant la communauté composée. Enfin, ces mêmes auteurs ont défini la communauté composée comme étant l'ensemble des infracommunautés d'un écosystème (Holmes et Price, 1986; Esch et Fernández, 1993).

C'est Wisniewski (1958) qui, le tout premier, a abordé l'étude d'une communauté parasitaire au niveau de la communauté composée. Dans son étude de la communauté du lac Druzno, en Pologne, il a conclu que ce sont les caractéristiques biotiques et abiotiques d'un lac qui déterminent ultimement la structure de la communauté parasitaire. Son argument repose sur le fait que la communauté d'un lac est structurée par ses caractéristiques biotiques et abiotiques. Par conséquent, puisqu'un parasite dépend grandement de son ou ses hôtes, et que ceux-ci dépendent à leur tour des caractéristiques biotiques et abiotiques du lac, ce sont ces dernières qui, en fin de compte, déterminent la structure de la communauté parasitaire du lac. Ceci suggère que les hôtes les plus abondants, tout comme les moins abondants, doivent être plus exposés aux parasites des hôtes abondants qu'à ceux des hôtes moins abondants. Étant donné que les parasites adaptés aux espèces d'hôtes les plus abondantes doivent être beaucoup mieux représentés numériquement que ceux qui sont plutôt adaptés aux espèces d'hôtes moins abondantes, on doit s'attendre de retrouver plus de parasites caractéristiques des espèces d'hôtes les plus abondantes dans les espèces d'hôtes les moins abondantes, l'établissement dans un hôte étant lié à l'exposition aux stades infectieux (Holmes et Price, 1986). Ceci suggère donc qu'il y a échange de parasites des hôtes les plus abondants vers les hôtes les moins abondants (Leong et Holmes, 1981). Par conséquent, la communauté parasitaire d'un lac est caractéristique des espèces d'hôtes qui sont les plus abondantes numériquement ou en d'autres termes, des espèces d'hôtes typiques du milieu.

D'autres chercheurs adhèrent à l'hypothèse de Wisniewski (1958), en y apportant toutefois quelques nuances. Pour Chubb (1963, 1964, 1970) en outre, ce sont la présence ou l'absence des espèces d'hôtes nécessaires à la complétion du cycle vital d'un parasite, le nombre d'hôtes intermédiaires requis dans ce cycle ainsi que le degré de spécificité envers chaque hôte des



différents parasites disponibles, qui sont les facteurs responsables de l'inclusion ou de l'exclusion d'un parasite dans un environnement donné. Il considère aussi comme des déterminants importants de l'inclusion ou non d'un parasite dans un écosystème, les caractéristiques physico-chimiques de ce dernier et l'étendue géographique des hôtes requis. Chubb (1963, 1964, 1970) considère qu'il est possible de caractériser la faune parasitaire d'un environnement aquatique donné par l'entremise des espèces d'hôtes qui sont typiques de cet environnement. C'est ainsi qu'il reconnaît trois types de faunes parasitaires: il y a d'abord le type oligotrophe, qui regroupe les parasites caractéristiques des salmonidés (caractéristiques des lacs oligotrophes), le type eutrophe, qui regroupe les parasites caractéristiques du brochet (*Esox lucius*), du gardon (*Rutilus rutilus*) et de la perchaude (*Perca fluviatilis*) (poissons caractéristiques des lacs eutrophes), et un type distinct des deux autres regroupant les parasites de l'anguille (*Anguilla anguilla*), qui peuvent être retrouvés dans les deux types de lacs précédents.

Les résultats de Bailey et Margolis (1987) supporte la classification de Chubb (1970) que les lacs de statut trophique semblable, de même que les lacs d'une même zone biogéoclimatique, ont des faunes parasitaires comparables.

La classification de Chubb (1963, 1964, 1970) est aussi appuyée par les résultats de Conneely et McCarthy (1986), qui montrent que les caractéristiques physiques du milieu (milieux lentiens *versus* milieux lotiques<sup>3</sup>), les patrons de distribution et l'abondance des invertébrés servant d'hôtes intermédiaires, tout comme les patrons de distribution des oiseaux piscivores et la composition de la communauté ichthyenne, jouent un rôle dans la structuration de la faune parasitaire de l'anguille. Ces auteurs notent de plus qu'il existe une relation entre la structure de la

---

<sup>3</sup> Le courant d'un plan d'eau affecte le déplacement des cercaires de certaines espèces de parasites.

faune parasitaire de l'anguille d'une part, et l'âge ainsi que la longueur de celle-ci d'autre part. Cette relation est due, selon eux, au fait que l'anguille incorpore plus de poissons dans sa diète à mesure qu'elle vieillit. Cela suggère que la communauté parasitaire d'un plan d'eau dépend en partie des relations trophiques présentes dans la communauté de ce plan d'eau (Esch, 1971).

En effet, Esch (1971) considère que ce sont les relations trophiques, tout particulièrement les relations de type prédateur-proie, qui sont déterminantes dans la structure des communautés parasitaires des lacs. Ses observations font état du fait qu'il retrouve dans les lacs oligotrophes, une plus forte proportion d'helminthes au stade adulte que de parasites au stade larvaire, dont la plupart terminent de toute façon leur développement dans des poissons piscivores. Quant aux lacs eutrophes, ceux-ci contiennent des stades larvaires de parasites en plus forte proportion que les stades adultes et ces stades larvaires terminent pour la plupart leur cycle vital à l'intérieur d'oiseaux ou de mammifères piscivores. Par conséquent, les poissons des lacs oligotrophes sont généralement les derniers hôtes disponibles pour les parasites, du fait qu'ils sont situés au sommet de la chaîne alimentaire. C'est la raison pour laquelle la faune parasitaire des lacs oligotrophes est dominée par des stades adultes. De même, dans les lacs eutrophes qui sont plus fréquentés par des oiseaux et mammifères piscivores que les lacs oligotrophes, la faune parasitaire est plutôt dominée par des stades larvaires en attente de leur hôte définitif, en l'occurrence les oiseaux et mammifères piscivores. Selon Esch (1971), il devient donc possible de prédire la faune parasitaire d'un écosystème aquatique à partir des relations prédateurs-proies qui existent dans cet écosystème.

Les résultats obtenus par Wisniewski (1958) dans son étude du lac Druzno, lac eutrophe et sanctuaire d'oiseaux, supportent d'ailleurs les conclusions de Esch (1971) qu'une forte proportion des stades larvaires sont représentés dans les poissons de ce lac.

Leong et Holmes (1981), dans leur étude du lac Cold, un lac oligotrophe d'Alberta, trouvent cependant des résultats allant à l'encontre des hypothèses de Wisniewski (1958) et Esch (1971), soit que les poissons de ce lac contiennent une plus grande proportion de stades larvaires mûrissant dans des oiseaux et mammifères piscivores que celle attendue pour un lac de ce type. Ils suggèrent toutefois que ce résultat est dû au fait que leur lac se situe dans une région plus rustique que les lacs étudiés par les auteurs précédents, ce qui implique que les relations prédateurs-proies et les interactions entre les habitats terrestre et aquatique sont différentes. Ces lacs sont probablement plus fréquentés par les oiseaux et les mammifères, en raison d'un plus faible dérangement dû à l'activité humaine.

Une autre hypothèse visant à expliquer la proportion plus importante de stades larvaires dans les lacs eutrophes que dans les lacs oligotrophes est apportée par Marcogliese et Cone (1991b). Ces auteurs suggèrent qu'en plus des caractéristiques trophiques des lacs, la profondeur joue un rôle dans la structure des communautés parasitaires de ces derniers. En effet, il est raisonnable de penser que des lacs de plus faible profondeur sont plus susceptibles d'être visités par des oiseaux que des lacs de profondeur plus importante, en raison d'une plus grande accessibilité du benthos comme proies. Selon ces auteurs, la morphométrie des lacs et plus particulièrement la profondeur moyenne, est une composante majeure dans la structuration des communautés parasitaires.

D'autres auteurs émettent des hypothèses opposées à celles rapportées précédemment. C'est le cas notamment de Halvorsen (1971) pour qui la faune parasitaire d'un poisson demeure constante, indépendamment des différences limnologiques (morphométrie, relation trophiques, *etc.*) et géographiques. Le raisonnement sous-tendant cette hypothèse est que les parasites qui forment la faune parasitaire d'un poisson sont plutôt spécifiques à ce dernier, en dépit du fait que celui-ci dépende des conditions biotiques et abiotiques du lac dans lequel il se trouve. C'est donc dire que les assemblages hôtes-parasites observés auraient une explication d'ordre phylogénétique.

Wootten (1973) apporte certaines nuances aux hypothèses de Halvorsen (1971). Ses résultats indiquent que la composition de la faune parasitaire est plutôt déterminée par l'espèce-hôte de poisson que par tout autre facteur d'ordre limnologique. Il ajoute par contre qu'il ne faut pas négliger l'influence des facteurs limnologiques dans l'analyse de ce qui structure les communautés parasitaires. Les résultats de Halvorsen (1971) et de Wootten (1973) sont de plus supportés par ceux d'Andersen et Valtonen (1990), qui ont trouvé que l'unique espèce de cestode retrouvée dans une espèce donnée de poisson présente dans la baie Bothnienne, un milieu marin en Finlande, est aussi retrouvée dans la même espèce de poisson du lac Yli-Kitka, un milieu dulcicole (en Finlande toujours). Les travaux de Marcogliese et Cone (1991a) sur les parasites des salmonidés de Terre-Neuve, de Valtonen et Julkunen (1995) sur l'effet de la prédation sur des poissons-proies sur la faune parasitaire de la lotte, *Lota lota*, en Finlande, et de Dubois *et al.* (1996) sur l'effet du déplacement de niche alimentaire de l'omble de fontaine en présence du meunier noir sur sa faune parasitaire, tendent tous à mettre en évidence qu'il existe une composante phylogénétique à la structure des communautés parasitaires.

Leong et Holmes (1981) stipulent que si l'hypothèse de Halvorsen (1971) est vraie, très peu d'échanges de parasites entre poissons de différentes espèces, voire aucun, devraient être observés. Par conséquent, la faune parasitaire des poissons devrait varier selon l'espèce, alors qu'elle devrait demeurer constante à l'intérieur de celle-ci, indépendamment des caractéristiques limnologiques du lac ou de sa position géographique. Leurs travaux sur le lac Cold, en Alberta, suggèrent toutefois qu'il y a effectivement échanges de parasites entre poissons d'espèces différentes. De plus, les résultats de leur étude indiquent qu'il existe une variabilité considérable dans la faune parasitaire d'une espèce de poisson, variabilité qui dépend de la position géographique des différentes populations étudiées en Amérique du nord. En outre, leurs résultats montrent que la faune parasitaire d'un lac est caractéristique des parasites des espèces d'hôtes qui sont les plus représentés numériquement dans la communauté. De ce fait, les parasites des espèces d'hôtes dominants devraient être plus représentés dans la communauté parasitaire que ceux des espèces moins importantes. Conséquemment, tous les hôtes devraient être majoritairement exposés aux parasites des hôtes dominants, d'où la probabilité des hôtes d'être infectés par les espèces parasitaires caractéristiques des hôtes les plus importants en terme de nombre.

Bien que les résultats de Leong et Holmes (1981) semblent infirmer les hypothèses mises de l'avant par Halvorsen (1971) et Wootten (1973), il est possible de catégoriser les parasites d'un hôte en trois groupes distincts: (1) les parasites largement distribués géographiquement pour qui l'hôte est nécessaire (généralement des parasites autogéniques<sup>4</sup> caractéristiques des salmonidés), (2) les parasites moins répandus du point de vue géographique pour qui l'hôte est requis

---

<sup>4</sup> Les parasites autogéniques sont les parasites qui complètent leur cycle vital à l'intérieur d'un écosystème aquatique (Esch *et al.*, 1988; Esch et Fernández, 1993).

(habituellement des parasites allogéniques<sup>5</sup> caractéristique des cyprinidés) et (3) les parasites acquis d'autres espèces d'hôtes présents dans l'environnement (les anguillidés par exemple) (Chubb, 1963; Leong et Holmes, 1981; Esch *et al.*, 1988). Dans cette optique, l'hypothèse avancée par Halvorsen (1971) et Wootten (1973) est applicable dans le premier cas, mais pas dans les deux autres (Leong et Holmes, 1981; Marcogliese et Cone, 1991b). En dépit de cela, certains auteurs comme Chubb (1963) s'accordent pour dire qu'il existe une certaine diversité ainsi que certaines variations individuelles dans la constitution des faunes parasitaires des lacs, tout comme il existe des variations individuelles dans la structure des lacs.

Des hypothèses alternatives ont été mises de l'avant par plusieurs auteurs pour expliquer la structure des communautés parasitaires des lacs. Certaines d'entre elles font appel à la théorie de la biogéographie des îles de MacArthur et Wilson (1967), qui stipule que le nombre d'espèces présentes sur une île est fonction de la taille de l'île ainsi que de la distance qui la sépare du continent. Plus grande est l'île, plus le nombre d'espèces qu'elle peut accueillir est grand et inversement. De même, plus l'île est éloignée du continent, moins grande est la quantité d'espèces qu'elle abrite (en raison de sa moindre accessibilité à d'éventuels colonisateurs) et *vice versa*. Les espèces présentes sur l'île quant à elles, sont le reflet de l'équilibre qui existe entre le taux de colonisation et le taux d'extinction des espèces. Par conséquent, certains auteurs considèrent que les variations qui existent dans les communautés parasitaires des plans d'eau ne sont que le résultat de l'histoire de colonisation et d'extinction des différentes espèces de parasites qui ont pu atteindre ce plan d'eau (Kennedy, 1978a; Leong et Holmes, 1981; Price et Clancy, 1983; Marcogliese et Cone, 1991a). Un problème qui survient dans l'utilisation de ce concept réside

---

<sup>5</sup> Les parasites allogéniques sont ceux qui utilisent des organismes aquatiques comme hôtes intermédiaires et un oiseau ou un mammifère comme hôte définitif (Esch *et al.*, 1988; Esch et Fernández, 1993).

dans le fait que la définition d'une île est tout-à-fait arbitraire. Ainsi, ce peut être une île (Kennedy, 1978b) au sens strict du terme, tout comme ce peut être un lac ou sa superficie (Kennedy, 1978a; Leong et Holmes, 1981), un hôte (Kuris *et al.*, 1980), ou sa distribution géographique (Price et Clancy, 1983).

Dans son analyse de neuf lacs de la Grande-Bretagne, Kennedy (1978a) a observé une corrélation significative entre la superficie des lacs et le nombre d'espèces parasitaires de la truite brune, *Salmo trutta*, lorsqu'il définit la superficie d'un lac comme étant une île (86% de la variance en nombre d'espèces de parasites métazoaires est expliquée par la superficie des lacs). Avec leurs résultats, Leong et Holmes (1981) n'ont cependant pas identifié une telle corrélation. Il en va de même pour Marcogliese et Cone (1991b), dans leur étude des lacs de Terre-Neuve. Ces derniers notent que les petits étangs, de par leur nature éphémère, sont plus difficiles à coloniser que les grands, plus permanents; par conséquent, les grands étangs possèdent plus d'espèces parasitaires que les petits.

Lorsque Kennedy (1978b) utilise de vraies îles dans son étude sur l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus*, des îles de l'Arctique, il ne trouve aucune corrélation entre la taille des îles et le nombre d'espèces de parasites qu'elles abritent, ou encore entre la distance qui sépare les îles du continent et le nombre d'espèces parasitaires qu'elles contiennent. Dans une autre étude, Kennedy *et al.* (1986b) démontrent qu'il n'existe pas plus de corrélations entre la taille des îles Jersey, dans la Manche, et Bjørnøya en Arctique, et le nombre d'espèces de parasites présentes sur l'île, ou encore entre la distance séparant les îles du continent européen et la quantité d'espèces de parasites.

Les résultats et les observations de Esch *et al.* (1988) suggèrent que la colonisation des plans d'eau par les parasites contribue de façon importante à la structure des communautés parasitaires. Cette colonisation dépend d'un bon nombre de facteurs: d'abord, la mobilité des oiseaux et des mammifères rend les plans d'eau distants les uns des autres plus susceptibles à l'acquisition de nouvelles espèces de parasites allogéniques (Esch *et al.*, 1988). Par contre, le succès de colonisation de ces parasites est amoindri du fait que ces vertébrés possèdent moins de temps et d'opportunités pour déposer les oeufs de parasites dans une nouvelle localité (comparativement aux hôtes résidents, les poissons) (Esch *et al.*, 1988). De plus, le succès d'une introduction de parasites dans une nouvelle localité peut être limité du fait que ces derniers peuvent rater la fenêtre de transmission, c'est-à-dire la période de temps où la transmission d'un parasite à son prochain hôte se fait (Esch *et al.*, 1988). Enfin, une densité minimum de population-hôte à chaque stade du cycle vital du parasite est un élément essentiel pour assurer le succès de l'introduction d'une espèce de parasite dans un nouveau milieu (Esch *et al.*, 1988). Par conséquent, ces auteurs considèrent que c'est la combinaison des facteurs propres au succès de colonisation qui est responsable de la structure des communautés parasitaires des lacs, combinaison qui est peut-être le fruit du hasard.

Pour Kennedy (1978a, 1978b, 1981 et 1985), Kennedy *et al.* (1986b, 1991), Kennedy et Fitch (1990) et Esch *et al.* (1988), les communautés parasitaires observées jusqu'à maintenant dans les lacs, sont donc des assemblages stochastiques dont la composition est liée à l'introduction fortuite de parasites, ainsi qu'à des événements aléatoires de colonisation et d'extinction.



Dans leur étude sur les poissons d'eau douce de la Grande-Bretagne, Price et Clancy (1983) ont considéré la notion d'île comme étant l'aire de répartition géographique d'un hôte. Ils ont trouvé que 68% de la variation en nombre d'espèces de parasites par hôte était expliquée par l'aire de distribution de celui-ci.

Récemment, Hartvigsen et Kennedy (1993) ont suggéré une autre hypothèse pour expliquer la structure des communautés parasitaires des lacs. Leurs résultats suggèrent plutôt que ce sont les facteurs locaux favorisant l'établissement de communautés spécifiques à certains aires, qui sont à la base de la composition et de l'abondance des parasites de poissons dans ces milieux, au lieu des facteurs régionaux qui favorisent plutôt les similitudes entre les lacs.

D'autre part, certains auteurs, comme Hartvigsen et Kennedy (1993), s'appuient sur le modèle de Hanski (1982) afin d'élucider les facteurs responsables de la structure de la faune parasitaire des plans d'eau. Ce modèle stipule que s'il est possible d'établir une répartition bimodale dans la distribution régionale des espèces d'une communauté, il est alors possible de diviser les espèces de la communauté en deux grandes catégories: (1) les espèces nucléaires, qui sont des espèces localement abondantes et largement distribuées régionalement, et (2) les espèces satellites, qui sont des espèces rares sur les plans local et régional. Il suppose de plus que le taux d'extinction des espèces parasitaires dans une localité est inversement proportionnel à la taille de la population présente dans cette localité et que le taux auquel les espèces parasitaires d'une localité à pleine saturation colonise une localité vide avoisinante est directement proportionnel à la taille de la population présente dans la localité à saturation. Par conséquent, il devrait exister une relation entre l'abondance locale d'une espèce et sa distribution régionale. C'est donc dire que

la probabilité d'extinctions locales est amoindrie par la présence d'individus capables d'émigrer d'une localité à l'autre. C'est ce que Hanski (1991) appelle l'effet de salvation.

L'utilisation de ce modèle en écologie parasitaire implique toutefois des modifications dans les hypothèses de départ. Ainsi, on ne peut plus vraiment s'interroger sur ce qui détermine la structure des communautés parasitaires, mais on s'intéresse ici à l'aspect spatial de l'abondance et de la distribution des parasites des poissons dans les lacs (Hartvigsen et Halvorsen, 1994).

Dans une étude sur la truite brune de quatre lacs de la Norvège visant à appliquer le modèle de Hanski (1982), Hartvigsen et Halvorsen (1993) ont démontré que les espèces nucléaires ont une plus grande facilité de dispersion que les espèces satellites, ce qui semble indiquer que c'est l'effet de salvation de Hanski (1991) qui intervient dans l'abondance et la distribution spatiale des parasites dans les plans d'eau, et non la capacité locale de support des espèces comme le suggèrent Nee *et al.* (1991).

Une approche faisant appel aux notions d'écologie continentale a aussi été utilisée afin de mettre en évidence les mécanismes qui sous-tendent les communautés parasitaires observées dans les lacs (Kennedy, 1977, dans Hartvigsen et Halvorsen, 1993; Kennedy, 1978a, 1978b; Price et Clancy, 1983; Kennedy *et al.*, 1986b; Guégan et Kennedy, 1993). L'écologie continentale a pour but de décrire le plus précisément possible des régions, afin de déceler des patrons spatio-temporels locaux à l'intérieur de ces régions (Turner, 1989). À partir de la mosaïque hétérogène obtenue pour une région donnée, les mécanismes écologiques qui rendent compte des patrons observés sont déduits (Turner, 1989). C'est ainsi que Price et Clancy (1983), dans leur étude des poissons d'eau douce de la Grande-Bretagne, arrivent à la conclusion que l'aire de distribution d'une espèce de poisson-hôte est le facteur déterminant du nombre total d'espèces de parasites

que celui-ci contient (dans leur étude, l'aire de distribution de l'hôte expliquait 68% de la variance pour le nombre total d'espèces parasitaires qu'il contient et de 22 à 60% de la variance par taxon de parasite). Les résultats de Ranta (1992) et de Chandler et Cabana (1991) sur les poissons d'eau douce du Canada supportent les conclusions de Price et Clancy (1983). En fait, plus l'aire de distribution d'une espèce de poisson est grande, plus la probabilité de rencontrer une plus grande abondance et ainsi qu'une plus grande diversité de parasites est grande. De même, plus la longévité d'une espèce est grande, plus les individus de cette espèce ont de chances d'être confrontés à un nombre élevé de parasites. Les données utilisées par Price et Clancy (1983), lorsque traitées par Guégan et Kennedy (1993), révèlent cependant que c'est plutôt le temps qui s'est écoulé depuis la colonisation de la région par l'hôte qui est le principal facteur responsable de la richesse en espèces de parasites dans les poissons d'eau douce de la Grande-Bretagne (le temps écoulé depuis la colonisation par l'hôte rend compte de 62% de la variation observée dans la richesse en espèces de parasites). Les résultats de Price et Clancy (1983) ainsi que Guégan et Kennedy (1993) semblent contradictoires. Cependant, ils ont étudié la même question, mais à des échelles différentes (Hartvigsen et Halvorsen, 1994). Ainsi, Price et Clancy (1983) ont considéré le phénomène de structuration des communautés parasitaires sur l'ensemble des poissons de la Grande-Bretagne, alors que Guégan et Kennedy (1993) ne l'ont considéré qu'au niveau des communautés composantes les plus riches (Hartvigsen et Halvorsen, 1994). Ceci semble donc indiquer qu'à l'échelle des communautés composantes, c'est le temps écoulé depuis la colonisation par l'hôte qui est le facteur le plus important à considérer afin de connaître le nombre d'espèces de parasites présents dans une espèce de poisson, tandis qu'à l'échelle de l'ensemble des poissons d'eau douce de la Grande-Bretagne, c'est l'aire de distribution de l'espèce

hôte qui a la plus forte influence sur la richesse de la faune parasitaire de l'hôte. Ceci illustre bien comment certains facteurs peuvent avoir une influence importante à une échelle donnée, alors qu'à une autre échelle, ce sont d'autres facteurs qui interviennent (Hartvigsen et Halvorsen, 1994). Pour Hartvigsen et Halvorsen (1994), l'abondance et la distribution des parasites des poissons dulcicoles sont justement déterminées par des facteurs qui varient en fonction de l'échelle. À l'échelle de l'hôte, l'immunologie de l'hôte et la compétition interspécifique entre hôtes sont des facteurs importants. Par contre, à l'échelle du lac, ce sont la composition de la faune ichtyenne et l'immigration qui sont les facteurs prédominants. Au niveau des cours d'eau, ce sont les liens entre les différentes parcelles et l'immigration des hôtes qui sont importants. Enfin, à l'échelle régionale, c'est le climat et les conditions géologiques qui sont déterminants. Par conséquent, il est donc capital de considérer l'échelle à laquelle les études d'écologie continentale appliquée aux communautés parasitaires se font.

Dans leur étude sur les lézards des îles du nord des Antilles mineures, étude hybride faisant appel à des notions de biogéographie des îles et d'écologie continentale, Dobson *et al.* (1992) ne sont pas arrivés à corréler la grandeur des îles et la diversité parasitaire qu'elles abritent, la distance des îles par rapport à d'autres sources potentielles de colonisateurs et la richesse en parasites ou encore entre l'altitude et le nombre d'espèces parasitaires. Par contre, ils ont observé que les lézards des îles plus xériques tendent à être moins infestés et à posséder une faune parasitaire moins diversifiée que les lézards des îles plus humides et avec un meilleur couvert forestier. Une analyse plus fine révèle de plus que le degré d'infestation entre les différents habitats d'une même île est aussi différent que les variations dans le degré d'infestation qui existent entre différentes îles (par exemple, 20 à 30% de la variation dans l'infestation par *Thelandros*

*cubensis*, un nématode, est expliquée par les différences entre îles et habitats). Ils expliquent ces résultats par le taux de survie des différents stades larvaires parasites libres dans les différents habitats. Considérant que les assemblages parasites observés aujourd'hui sur ces îles semblent représenter des sous-échantillons des communautés parasites des plus grandes îles antillaises (au même titre que les communautés herpétologiques de ces îles semblent être des sous-échantillons des communautés de lézards des plus grandes îles antillaises), ces auteurs concluent que les patrons de distribution et d'abondance des parasites observés sur ces îles sont le reflet de l'histoire naturelle des espèces parasites présentes dans les assemblages. En d'autres termes, les assemblages parasites observés aujourd'hui sur ces îles ne sont que des fragments des communautés parasites issues de la segmentation des stocks ancestraux de lézards.

Suite aux travaux de Dobson *et al.* (1992), Dobson et Pacala (1992) ont proposé que c'est la combinaison des événements locaux prévisibles et des événements de grande envergure imprévisibles qui est à l'origine de la structure des communautés parasites. L'importance relative de ces facteurs tend toutefois à varier selon les échelles spatiales et temporelles. Ainsi, dans les habitats pauvres en diversité parasite, la structure des communautés parasites aurait tendance à être un assemblage aléatoire des individus du réservoir de parasites. Dans ce cas, les interactions entre espèces de parasites n'affectent qu'une infime proportion de chaque population parasite. À mesure que la richesse en parasites augmente dans le milieu, la diversité parasite d'un hôte donné augmente elle aussi, ce qui donne lieu à un accroissement dans les interactions entre espèces de parasites. Ceci a pour effet de déterminer le taux de colonisation de chaque espèce respective. Plus une espèce a un pouvoir de colonisation élevé, plus elle a de chances de s'étendre à d'autres habitats. Par contre, les événements imprévisibles d'extinction et de

colonisation jouent des rôles importants quant à la présence d'une espèce de parasite dans la communauté parasitaire d'un habitat donné. Par conséquent, ces auteurs considèrent que la structure des communautés parasitaires est d'abord le fruit d'événements aléatoires à petite échelle, suivis d'événements prévisibles liés à l'histoire naturelle des hôtes et des parasites, le tout influencé par des événements stochastiques de grande envergure qui interviennent de façon déterminante dans la colonisation et l'extinction des espèces.

### 1.2.2. Colonisation des lacs par les parasites

Amin et Minckley (1996) considèrent que les parasites généralistes<sup>6</sup> sont de meilleurs colonisateurs que les spécialistes<sup>7</sup>. Bauer et Hoffman (1976) ainsi que Bauer (1991) suggèrent pour leur part que les meilleurs colonisateurs sont les espèces avec les cycles vitaux les plus simples, de même que les espèces pour lesquelles les hôtes intermédiaires sont cosmopolites ou celles qui utilisent une grande variété d'hôtes intermédiaires. Marcogliese et Cone (1991b) rapportent aussi que les espèces ubiquistes le sont en raison de la simplicité de leur cycle vital ou de l'abondance et la distribution de leurs hôtes intermédiaires. Esch *et al.* (1988) suggèrent que les espèces allogéniques ont un potentiel colonisateur plus élevé dû à la capacité de leurs hôtes à traverser les barrières qui se dressent entre les habitats. Kennedy et Fitch (1990), Marcogliese et Cone (1991b) ainsi que Kennedy (1994) considèrent toutefois que les espèces autogéniques sont d'excellents colonisateurs. Kennedy (1994) considère de plus que le succès de colonisation est dû aux similitudes biotiques et abiotiques entre le site d'origine et le site colonisé. Kennedy (1994) ainsi que Dobson et Pacala (1992) concluent que les communautés pauvres et

---

<sup>6</sup> Parasites qui infectent plus d'une famille de poissons (Hoffman, 1967; Margolis et Arthur, 1979).

<sup>7</sup> Parasites qui n'infectent qu'une seule famille de poissons (Hoffman, 1967; Margolis et Arthur, 1979).

isolationnistes sont plus faciles à envahir, qu'il est plus facile d'envahir des communautés où des niches sont vacantes et que, si celles-ci ne sont pas vacantes, les parasites colonisateurs doivent être en mesure de déloger les parasites préétablis.

### 1.2.3. Échanges de parasites entre hôtes

Bien que les parasites soient habituellement spécifiques à leurs hôtes, le degré de spécificité envers ceux-ci peut néanmoins varier d'une espèce de parasite à l'autre. En fait, bon nombre d'espèces parasitaires sont en mesure d'infecter plus d'une famille de poissons. Par exemple, selon la liste du Synopsis des parasites des poissons du Canada de Margolis et Arthur (1979), 4% des monogéniens, 47% des digéniens, 37% des cestodes, 63% des acanthocéphales, 49% des nématodes et 35% des copépodes ont été rapportés dans plus de deux familles ichtyennes (Leong et Holmes, 1981; Andersen et Valtonen, 1990). Andersen et Valtonen (1990) affirment toutefois que ces pourcentages diminuent de moitié lorsque l'on ne considère que les stades adultes des parasites des poissons d'eau douce. L'échange de parasites entre différentes espèces de poissons demeure quand même un phénomène observable.

Comme les parasites sont plus ou moins spécifiques à leurs hôtes, des ambiguïtés dans la notion d'échange de parasites entre hôtes peuvent apparaître. En général, la plupart des auteurs considèrent qu'il y a échange de parasites lorsqu'une espèce est retrouvée chez un hôte pour lequel elle n'est pas reconnue comme habituelle. Pour palier à ce problème, Leong et Holmes (1981) proposent une nomenclature plus standard. Ils divisent d'abord les hôtes en trois catégories. La première catégorie comprend les hôtes dont la plus grande proportion des parasites est au stade adulte; ce sont les hôtes requis. La seconde catégorie, les hôtes adéquats,

comprend les hôtes pouvant contenir des parasites au stade adulte, mais en quantité nettement moindre que les hôtes requis. Enfin, les hôtes inadéquats comprennent les hôtes dans lesquels les parasites peuvent potentiellement maturer, mais ne le font pas en raison de l'absence des conditions nécessaires à leur développement. Le même raisonnement s'applique aux stades larvaires. Ainsi, sur la base de cette nomenclature, Leong et Holmes (1981) considèrent qu'il y a échange lorsqu'un parasite donné est retrouvé dans un hôte autre que celui qui est requis.

Les travaux de Wisniewski (1958) rendent compte du fait que ce sont les parasites des espèces dominantes dans la communauté qui sont les plus représentés dans une communauté parasitaire. Sachant que plusieurs espèces de parasites sont en mesure d'infecter plus d'une famille taxonomique, il n'est pas étonnant que Wisniewski (1958) ait observé que certaines espèces de parasites étaient présentes dans plusieurs espèces de poissons et que celles-ci provenaient des hôtes typiques du milieu. Il y a donc évidences d'échanges de parasites entre hôtes d'espèces différentes dans les travaux de Wisniewski.

Les travaux de Dogiel (1961) montrent quant à eux qu'un groupe d'hôtes présent en abondance dans un écosystème donné influence la faune parasitaire des autres espèces d'hôtes présentes dans ce même écosystème. De plus, ces derniers indiquent que les espèces de parasites habituellement spécifiques aux hôtes dominants du milieu sont transmis aux autres hôtes qui ne seraient pas normalement affectés par ces parasites, n'eut été de la présence des hôtes dominants.

Wootten (1973) montre aussi qu'il existe des échanges de parasites entre hôtes, en dépit du fait que certains de ceux-ci soient normalement spécifiques à un hôte ou une catégorie d'hôtes. C'est le cas notamment lorsqu'il identifie *Eubothrium crassum*, un cestode habituellement retrouvé chez des salmonidés, à la fois dans la truite brune, la truite arc-en-ciel, *Onchorhynchus*



*mykiss*, et le percidé *Gymnocephalus cernua*, et *Proteocephalus percae*, un cestode typique de la perchaude, *P. fluviatilis*, et *Bunodera luciopercae* un digénien aussi typique de la perche, dans les truites brune et arc-en-ciel et *G. cernua*. Wootten (1973) note toutefois que les parasites présents dans leurs hôtes atypiques ne s'y retrouvent pas en grande quantité et que ceux-ci souvent n'atteignent pas la maturité.

Dans son analyse des communautés parasitaires de neuf lacs de la Grande-Bretagne, Kennedy (1978a) a déterminé qu'il y avait échange de parasites entre différentes espèces d'hôtes et que ces échanges se faisaient aussi bien des salmonidés vers les non salmonidés que des non salmonidés vers les salmonidés.

Selon Leong et Holmes (1981), l'affinité taxonomique ainsi que la taille de la population d'hôtes semblent jouer des rôles majeurs dans l'étendue des échanges de parasites entre hôtes. Leur étude du lac Cold en Alberta suggère que l'échange de parasites tend à se faire entre des espèces de poissons appartenant à une même famille. Conséquemment, on doit s'attendre à ce que la richesse de la faune parasitaire d'un hôte donné dépende, en partie du moins, du nombre d'espèces d'hôtes apparentés à ce dernier. De plus, leurs résultats indiquent que les parasites des hôtes les plus abondants sont les plus susceptibles d'être contractés par les autres hôtes présents dans le lac. Dans leur lac, l'échange de parasites s'est fait principalement entre salmonidés (grand corégone, *Coregonus clupeaformis*, et cisco de lac, *Coregonus artedii*) et dans les autres cas, l'échange s'est fait préférentiellement des espèces d'hôtes dominantes (essentiellement les ciscos, mais aussi les épinoches à neuf épines, *Pungitius pungitius*) vers les espèces d'hôtes les moins dominantes. Suite à ces constatations, Leong et Holmes (1981) conclurent que l'échange de parasites entre hôtes contribue de façon non négligeable à l'enrichissement de la faune parasitaire

de chaque espèce d'hôte, contribuant ainsi à augmenter le degré de similitude des faunes parasitaires des différentes espèces de poissons de la communauté. Enfin, Leong et Holmes (1981) ont suggéré que l'hypothèse de Wisniewski (1958), tout comme celle de Chubb (1963, 1964 et 1970), qu'une communauté parasitaire est caractérisée par les parasites des espèces dominantes de la communauté, doit être considérée en terme de nombre d'individus d'hôtes et de parasites plutôt qu'en terme de nombre d'espèces.

Toujours selon Leong et Holmes (1981), l'estimation adéquate des échanges de parasites entre hôtes nécessite l'apport d'informations qui ont trait à l'abondance relative des hôtes et des parasites. De plus, l'estimation valable de l'abondance de ces derniers dépend des données d'intensité moyenne d'infection<sup>8</sup> et de prévalence<sup>9</sup> des parasites. Enfin, Leong et Holmes (1981) déplorent le manque d'études qui font référence à ce type de données et incitent les auteurs subséquents à utiliser ces genres de quantifications.

Conneely et McCarthy (1986) mettent aussi en évidence l'existence d'échanges de parasites entre hôtes d'espèces différentes. *Camallanus lacustris*, un nématode de la perchaude, est dans ce cas abrité par la truite brune, le brochet et l'anguille.

Les travaux de Curtis (1988) montrent également que les échanges de parasites contribuent de façon importante à l'établissement et à la persistance des communautés parasitaires des corégonidés du nord de Québec et du Labrador.

---

<sup>8</sup> Nombre moyen d'individus d'une espèce donnée de parasite par hôte infecté dans un échantillon (Leong et Holmes, 1981; Margolis *et al.*, 1982).

<sup>9</sup> Nombre d'individus d'une espèce-hôte infectés par une espèce donnée de parasite, divisé par le nombre d'individus examinés dans l'échantillon (Leong et Holmes, 1981; Margolis *et al.*, 1982).

Les analyses de Kennedy *et al.* (1986b) sur la communauté parasitaire de l'Île de Jersey, révèlent que l'échange de parasites entre hôtes sur cette île est minimal et que les échanges qui ont lieu ne se font pas nécessairement entre hôtes apparentés comme l'affirment Leong et Holmes (1981), exception faite de l'échange de l'acanthocéphale *Echinorhynchus truttae* entre la truite brune et la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri*. Un fait intéressant soulevé par ces travaux est la dominance de la faune parasitaire de l'anguille par *E. truttae*, un parasite habituellement spécifique aux salmonidés. Kennedy *et al.* (1986b) suggèrent qu'en l'absence des espèces d'acanthocéphales caractéristiques de l'anguille, la niche vacante est occupée par *E. truttae*. Ils ne considèrent donc pas que la dominance de la faune parasitaire de l'anguille par un parasite typique des salmonidés est due, comme Leong et Holmes (1981) le suggèrent, à la présence des truites brune et arc-en-ciel comme hôtes dominants de la communauté.

Les résultats d'Andersen et Valtonen (1990) dans une étude des cestodes des poissons de la baie Bothnienne, dans la mer Baltique, et du lac Yli-Kitka au nord de la Finlande, semblent confirmer ceux obtenus par Leong et Holmes (1981) pour le lac Cold, en Alberta. Toutefois, dans ces plans d'eau, un seul cas d'échange (*sensu* Leong et Holmes, 1981) a été rapporté et celui-ci implique *E. crassum*, un cestode habituellement associé aux salmonidés, qui a infecté un corégone, *Coregonus acronius*, et ce, malgré le fait que les échanges ont été qualifiés de faciles dans ces plans d'eau; en effet, toutes les espèces de cestodes présentes dans ces lacs utilisent des copépodes à titre d'hôtes intermédiaires.

Poulin (1991) utilise une toute autre approche afin d'étudier l'échange de parasites entre hôtes. Son hypothèse stipule que les espèces de poissons qui vivent en groupe contiennent une plus grande diversité d'espèces d'ectoparasites contagieux (copépodes et monogéniens

principalement, qui profitent de la proximité des hôtes pour se répandre) que les espèces solitaires. Selon cette hypothèse, l'importance des échanges devrait être plus grande chez les poissons grégaires que chez les solitaires. Les résultats de cet auteur semblent toutefois indiquer que la grégarité d'un poisson n'a pas d'effet significatif sur le nombre d'espèces qu'il abrite.

Ranta (1992) a pour sa part mis en évidence que les espèces grégaires de salmonidés possédaient une plus grande diversité parasitaire que les espèces solitaires de salmonidés, ce qui laisse entendre que la grégarité d'un poisson peut en fait jouer un rôle dans l'échange de parasites.

Dans une autre étude, Poulin *et al.* (1991) ont montré qu'il n'existait pas de relation significative entre l'utilisation de l'habitat par l'omble de fontaine et le nombre d'ectoparasites (copépodes) qu'il supporte. Toutefois, une forte corrélation a été observée entre la taille des poissons et le nombre de copépodes qu'ils contiennent. Donc, tout comme Dogiel (1961) l'a suggéré, Poulin *et al.* (1991) notent que la taille d'un hôte est en mesure d'influencer la probabilité d'être infecté et par conséquent, d'influencer les échanges de parasites entre hôtes (ceci est discuté dans la section suivante).

#### 1.2.4. Effet de la diète de l'hôte sur la composition de sa faune parasitaire

Sachant qu'une bonne partie des endoparasites métazoaires acquis par un poisson lui sont transmis par l'alimentation, la diète de celui-ci peut contribuer de façon significative à la structuration de sa faune parasitaire.

Par exemple, le degré d'infestation des corégonidés par un cestode, *Tripanophorus crassus* (possédant un copépode comme hôte intermédiaire) a augmenté de façon importante suite à leur

déplacement de niche alimentaire du benthos vers le plancton après la mise en eau d'un réservoir en Suède (Petersson, 1969 et Lawler, 1970, dans Chinniah et Threlfall, 1978).

Price et Clancy (1983) ont démontré que les habitudes alimentaires des poissons de la Grande-Bretagne, lorsque prises seules, expliquaient 15% de la variance observée dans la faune parasitaire de ces derniers. La proportion de la variance expliquée augmente si l'on fait abstraction des monogéniens, qui de toute façon sont des ectoparasites transmis par d'autres voies que l'alimentation. De plus, lorsque chaque taxon est pris isolément, ces auteurs ont trouvé que l'alimentation rendait compte de 12% de la variance observée chez les digéniens, 19% chez les cestodes, 22% chez les nématodes et 20% chez les acanthocéphales. À partir d'une régression multiple, la diète expliquait un 5% additionnel des variations dans les faunes parasitaires (4 à 10% par taxon individuel). Selon ces auteurs, l'aire de distribution des espèces de poissons couplée aux habitudes alimentaires de celles-ci, expliquent 73% de la variance dans leur faune parasitaire. Ces résultats sont aussi appuyés par ceux d'Andersen et Valtonen (1990).

Un autre exemple de l'effet de la diète sur la faune parasitaire des poissons vient de Nagasawa *et al.* (1983) qui ont observé que l'omble de fontaine du lac Yunoko, au Japon, est affecté de façon importante par un acanthocéphale, *Acanthocephalus opsriichthydis*. Par contre, deux autres salmonidés, le saumon kokani, *Onchorhynchus nerka*, et le saumon biwa, *Onchorhynchus rhodurus*, le sont beaucoup moins. Dans ce plan d'eau, l'omble de fontaine se nourrit principalement de benthos qui contient l'isopode agissant à titre d'hôte intermédiaire de *A. opsriichthydis*. Les deux autres salmonidés se nourrissent surtout de poissons (*O. rhodurus*) et de zooplancton (*O. nerka*).

Fraser et Power (1984) ont également démontré comment un déplacement de niche alimentaire chez l'omble chevalier modifiait sa faune parasitaire. En présence de l'épinoche à trois épines, *Gasterosteus aculeatus*, l'omble chevalier contient plus de cestodes larvaires (transmis par les épinoches) que lorsqu'il se retrouve en compagnie du touladi, *Salvelinus namaycush*, et de l'omble de fontaine, et qu'il est non piscivore.

Bérubé et Curtis (1986) expliquent les plus faibles prévalence et abondance de *Diphyllbothrium ditremum* de l'omble chevalier du lac Milugiak, par rapport à celles de l'omble chevalier retrouvé dans le lac Kitturiak, deux lacs situés au nord du Québec, par le fait que les ombles du lac Milugiak s'alimentent principalement de benthos alors que ceux de l'autre lac se nourrissent plutôt de copépodes et d'épinoches.

Frandsen *et al.* (1989) ont montré comment des poissons s'alimentant principalement de zoobenthos possédaient une faune parasitaire dominée par des trématodes, alors que les poissons s'alimentant essentiellement de zooplancton possédaient une faune parasitaire dominée par des cestodes.

Les résultats de Dubois *et al.* (1996) appuient les conclusions de Frandsen *et al.* (1989), que suite à un changement de niche alimentaire, la faune parasitaire de l'omble de fontaine est modifiée. En allopatrie, l'omble de fontaine s'alimente principalement de zoobenthos et contient plus de parasites à hôtes intermédiaires benthiques (trématodes et nématodes) et moins de parasites à hôtes intermédiaires planctoniques (cestodes) que l'omble vivant en sympatrie avec le meunier noir.

À mesure qu'un poisson croît, il est exposé à un éventail de proies de plus en plus important en terme d'espèces, de taille et d'abondance. Par conséquent, il doit s'exposer à un

potentiel plus élevé d'hôtes intermédiaires et donc, de parasites. Dogiel (1961), Henricson (1977), Aho et Kennedy (1984), Poulin *et al.* (1991), Chandler et Cabana (1991), Dobson *et al.* (1992) et Guégan *et al.* (1992) ont obtenu des relations significatives entre la taille des poissons et la richesse de leurs faunes parasitaires (les résultats de Guégan *et al.* (1992) indiquent que la taille explique 77% de la variation observée dans les faunes parasitaires, alors que l'écologie de l'hôte en explique un 8% additionnel). Par contre, Price et Clancy (1983) n'ont trouvé aucune corrélation entre la taille des poissons de la Grande-Bretagne et la richesse de la faune parasitaire de ces derniers, sauf dans les cas des nématodes et des acanthocéphales.

Les analyses de Kennedy *et al.* (1986a) ont montré que les salmonidés (truite brune et omble chevalier) présentent une plus grande variété d'helminthes que les non salmonidés. Ils attribuent ce résultat au fait que les salmonidés étudiés sont des omnivores généralistes qui ingèrent un large éventail d'invertébrés (large éventail d'hôtes intermédiaires, donc potentiel élevé d'exposition à différents parasites). Cette explication est supportée par le fait que dans les zones de faibles variétés d'invertébrés, les truites s'alimentent plus intensément sur un nombre plus restreint d'espèces de proies, d'où une faune parasitaire moins variée mais où les espèces présentes s'y retrouvent en plus grande quantité. De plus, ces auteurs affirment que la variance qui existe dans les faunes parasitaires de différents hôtes peut s'expliquer par la quantité de nourriture ingérée et le niveau de différenciation du système digestif. Ainsi un intestin plus différencié offre aux helminthes un plus grand nombre et une plus grande variété de sites à occuper (niches). Aussi, plus la quantité de nourriture ingérée est grande, plus le degré d'exposition aux parasites est important. Ainsi, l'anatomie, la physiologie et les habitudes

alimentaires ne sont pas à négliger lorsque l'on tente d'identifier les facteurs responsables de la structure de la faune parasitaire d'un organisme.

#### 1.2.5. Effet de la profondeur moyenne d'un lac sur sa communauté parasitaire

Il se dégage des travaux de Marcogliese et Cone (1991b) que la profondeur moyenne d'un lac peut avoir des conséquences importantes sur les communautés parasitaires. Les lacs peu profonds supportent généralement une grande zone littorale alors que c'est l'inverse pour les lacs profonds. Les premiers sont propices à l'établissement de communautés parasitaires à fortes proportions de stades larvaires de parasites mûrissant dans des oiseaux et mammifères piscivores. Ces derniers sont caractéristiques de ces milieux en raison de l'accessibilité du benthos et des poissons qui agissent comme des hôtes intermédiaires (Marcogliese et Cone, 1991b). Les lacs profonds sont quant à eux moins fréquentés par les oiseaux et mammifères ichthyophages, de sorte que les poissons agissent alors comme hôtes définitifs. De plus, le zoobenthos est moins accessible aux poissons dans ces milieux. Dans ces cas, les communautés parasitaires attendues sont dominées par des stades parasitaires adultes, issus de stades juvéniles qui se développent dans le zooplancton (Marcogliese et Cone, 1991b).



## CHAPITRE II

IMPACTS DE L'INTRODUCTION DU MULET À CORNES, SEMOTILUS  
ATROMACULATUS, ET DE LA MORPHOMÉTRIE DES LACS, SUR LA FAUNE  
PARASITAIRE DE L'OMBLE DE FONTAINE, SALVELINUS FONTINALIS, DANS LES  
LACS DU BOUCLIER LAURENTIEN

Impacts of the introduction of creek chub, Semotilus atromaculatus (Mitchill), and of lake morphometrics, on the parasite fauna of brook trout, Salvelinus fontinalis (Mitchill), in the lakes of the Laurentian Shield.

Marc Bergeron

Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, P. O. Box 500,  
Trois-Rivières, PQ, Canada, G9A 5H7

David J. Marcogliese

Environment Canada, St. Lawrence Center, 7<sup>th</sup> floor, 105 McGill Street, Montréal, PQ,  
Canada, H2Y 2E7

Pierre Magnan

Département de chimie-biologie, Université du Québec à Trois-Rivières, P. O. Box 500,  
Trois-Rivières, PQ, Canada, G9A 5H7

Creek chub, Semotilus atromaculatus (Mitchill), has been introduced in several brook trout, Salvelinus fontinalis (Mitchill), lakes of the Laurentian Shield, Québec, Canada. The objectives of this study were to determine (1) if creek chub parasites colonized the lakes of the Laurentian Shield, (2) if parasites were exchanged between the two fish species, (3) the effect of the diet shift of trout in the presence of chub on its parasite fauna, and (4) the importance of lake mean depth as a factor responsible for parasite community structure in trout. Eleven parasite species were identified from creek chub and fourteen from brook trout. Eight of the eleven parasite species found in creek chub colonized the lakes with chub. Two creek chub parasite species were exchanged with brook trout and two brook trout parasite species were exchanged with chub. The mean number of brook trout parasites acquired by feeding on benthic intermediate hosts were significantly higher in allopatric brook trout populations than in sympatric creek chub and brook trout populations. Larval stages of most parasite species occurred in low abundance or were absent from brook trout found in deep lakes, indicating that bird and mammal definitive hosts were not common in those lakes. A cluster analysis also showed that lakes with similar fish communities did tend to clump together, suggesting that fish community structure clearly influences parasite community structure in brook trout. Brook trout parasite community structure was affected by parasite exchange, by diet shift of trout when living in sympatry with chub, and by inter-lake variation due to depth and other factors.

Le mulot à cornes, Semotilus atromaculatus (Mitchill), a été introduit dans plusieurs lacs à omble de fontaine, Salvelinus fontinalis (Mitchill), du bouclier laurentien, Québec, Canada. Les objectifs de la présente étude étaient de déterminer (1) si les parasites du mulot à cornes avaient réussi à coloniser les lacs du bouclier laurentien, (2) si des parasites avaient été échangés entre les deux espèces de poisson, (3) l'effet du déplacement niche alimentaire de l'omble de fontaine, lorsqu'en présence du mulot à cornes, sur sa faune parasitaire et (4) l'importance de la profondeur moyenne d'un lac sur la structure de sa communauté parasitaire. Onze espèces de parasites ont été identifiées chez le mulot à cornes et quatorze chez l'omble de fontaine. Huit des onze espèces retrouvées chez le mulot ont réussi à coloniser les lacs de la région avec le mulot. Deux espèces parasitaires du mulot ont été échangées avec l'omble de fontaine et deux espèces de l'omble ont été échangées avec le mulot. Le nombre moyen de parasites acquis par l'alimentation sur des hôtes intermédiaires benthiques était significativement plus élevé chez l'omble vivant en allopatrie que chez l'omble vivant en sympatrie avec le mulot. Les stades larvaires de la plupart des parasites étaient peu abondants, voire absents, des ombles vivant dans les lacs profonds, suggérant ainsi que leurs hôtes définitifs aviens ou mammaliens étaient peu communs dans ces lacs. Une agglomération hiérarchique a de plus démontré que les lacs composés d'un même type de communauté ichthyenne s'aggloméraient ensembles, démontrant ainsi que la structure de la communauté ichthyenne a une influence marquée sur la structure de la communauté parasitaire de l'omble de fontaine. La communauté parasitaire de l'omble de fontaine a été

affectée par des échanges de parasites, par son déplacement de niche alimentaire en présence du mulot à cornes et par des variations inter-lacs dues à la profondeur ou d'autres facteurs.

## Introduction

Given that interspecific competition can induce diet shifts in fish and that many parasites are acquired through feeding, one can postulate that interspecific competition also can have an effect on the parasite fauna of fish. Diet shift of hosts has been linked previously to modifications of host parasite fauna; arctic char, Salvelinus alpinus (L.), feeding on threespine stickleback, Gasterosteus aculeatus (L.), contain more larval cestodes transmitted by sticklebacks than non-piscivorous char living sympatrically with brook trout, Salvelinus fontinalis (Mitchill), and lake trout, Salvelinus namaycush (Walbaum) (Fraser & Power, 1984). Brook trout living sympatrically with white sucker, Catostomus commersoni (Lacépède), have more parasites transmitted by zooplankton and fewer parasites transmitted by zoobenthos than allopatric brook trout, as a result of diet shift in the presence of sucker (Dubois et al., 1996).

In addition to niche shift, several other factors such as phylogeny (Halvorsen, 1971; Wootten, 1973; Andersen & Valtonen, 1990; Valtonen & Julkunen, 1995; Dubois et al., 1996), parasite exchange between fish species (Wisniewski, 1958; Dogiel, 1961; Kennedy, 1978a; Leong & Holmes, 1981; Esch et al., 1988; Marcogliese & Cone, 1991a), chance colonization and extinction (Kennedy, 1978a, 1978b, 1981; 1985; Kennedy et al., 1986, 1991; Esch et al., 1988; Kennedy & Fitch, 1990; Hartvigsen & Kennedy, 1993) or lake morphometrics (Wisniewski, 1958; Dogiel, 1961; Marcogliese & Cone, 1991b), have been ascribed a major role in structuring fish parasite communities. Among the latter, lake mean

depth has recently been suggested as an important factor responsible for parasite community structure (Bailey & Margolis, 1987; Marcogliese & Cone, 1991b; Dubois *et al.*, 1996). Shallow lakes usually tend to possess relatively large littoral zones in comparison to deeper lakes. Fish living in shallow lakes should then be expected to harbour a higher proportion of larval parasites than those living in deeper lakes, because shallow lakes should offer more opportunities for interactions between birds and fish (Bailey & Margolis, 1987), or because they should be visited more frequently by piscivorous birds and mammals due to accessibility of prey (Marcogliese & Cone, 1991b). Because of the higher proportion of littoral zone, fish of shallow lakes also should be expected to harbour higher proportions of parasites transmitted through zoobenthic organisms (insect larvae) than fish living in deeper lakes (Marcogliese & Cone, 1991b). In deeper lakes, fish should be expected to harbour higher proportions of parasites transmitted through zooplankton (Marcogliese & Cone, 1991b).

Creek chub, Semotilus atromaculatus (Mitchill), and white sucker were introduced in many brook trout lakes of the Laurentian Shield, Québec, Canada, by recreational fishermen. One of the most striking impacts of chub and sucker introductions is the diet shift of brook trout from benthic organisms of the littoral zone to zooplankton of the pelagic zone (Magnan & Fitzgerald, 1982; Magnan, 1988; Tremblay & Magnan, 1991; Lacasse & Magnan, 1992). However, the diet shift of trout is less important in the presence of creek chub than in the presence of white sucker, in terms of diet overlap between trout and introduced species. This pattern can be considered as strong and stable because it is based

on more than 3 700 trout stomach contents sampled over 70 lakes of the Laurentian Shield between 1984 and 1990 (Magnan, 1988; Lachance & Magnan, 1990; East & Magnan, 1991; Tremblay & Magnan, 1991; Lacasse & Magnan, 1992; Venne & Magnan, 1995). Because brook trout undergo only a partial shift in habitat and diet in the presence of creek chub, we predict that parasite exchange will occur between the two species. Such an exchange does not occur in brook trout and white sucker communities, probably because there is very little overlap in habitat and diet of the two species (Dubois *et al.*, 1996).

The specific objectives of this study were then to (1) determine if creek chub parasites colonized the lakes of the Laurentian Shield, (2) determine if parasites were exchanged between the two fish species, (3) determine the effect of the diet shift of trout in the presence of chub on its parasite fauna, and (4) assess the importance of lake mean depth as a factor responsible for parasite community structure in trout.

## Material and Methods

The six study lakes are located in the Mastigouche Reserve, Québec, Canada (46° 40' N, 73° 20' W). These lakes are all typical small oligotrophic temperate zone lakes with regard to surface area and mean depth (Table I). These lakes were selected according to their fish species composition; three of them contained allopatric brook trout populations while the other three contained brook trout and creek chub. Lakes containing allopatric brook trout populations are defined as brook trout lakes (BTL) and lakes containing



sympatric creek chub and brook trout populations are defined as brook trout and creek chub lakes (CCL). The three allopatric brook trout lakes sampled in this study, along with the three allopatric brook trout lakes studied by Dubois *et al.* (1996), were compared to the three brook trout and creek chub lakes sampled in this study together with brook trout and white sucker lakes (WSL) of Dubois *et al.* (1996). In addition, the effects of lake mean depth on the parasite fauna of trout were examined incorporating data from Dubois *et al.* (1996). Our comparison is based on four shallow allopatric brook trout lakes and two deep allopatric brook trout lakes. Shallow lakes are defined as lakes of less than 8 m mean depth whereas deep lakes are defined as lakes of a mean depth more than 8 m (8 m marks the halfway point between the mean depths of shallow and deep lakes). Because the mean depth of Lake De La Poche studied by Dubois *et al.* (1996) has never been determined, we determined the maximum depth of that lake. It was measured at 7.2 m maximum depth thus making it a shallow lake. Although most lakes contained northern redbelly dace, *Phoxinus eos* (Cope), the results of Dubois *et al.* (1996) suggest that they have no significant impact on the parasite fauna of brook trout.

The lakes were sampled in late July and early August of 1992 and 1994 (Table I). Brook trout were captured using experimental multifilament gill nets (1.8 m deep by 38.1 m long, with stretched mesh of 2.5, 3.8, 5.1, 6.4 and 7.6 cm) and creek chub were caught using minnow traps baited with white bread. Four nets set perpendicular to the shore and 30 minnow traps were set at dusk in each lake. These fishing devices were set in order to

maximize fish habitat coverage and ensure good qualitative and quantitative parasite representation. They were raised every hour until 20 to 25 fish of each species were captured. The fish were packed in ice upon retrieval. Fish were measured ( $\pm 1$  mm), weighed ( $\pm 0.1$  g) and transferred to a freezer at  $-4^{\circ}\text{C}$ . The time span between collection and freezing of fish was less than four hours. Brook trout length varied from 203 mm to 300 mm, and weight varied from 76.3 g to 289.0 g, and creek chub from 70 mm to 99 mm and 3.6 g to 11.7 g respectively. Brook trout and creek chub were dissected using standard methods. All organs and tissues were examined, with the exception of blood and nervous system, using a dissecting microscope. All metazoan parasites were retrieved and fixed using standard parasitological methods. The parasites found in brook trout were counted (with the exception of leeches) and identified using standard parasitological methods. Leeches were excluded from the analyses because some were recruited during capture. Parasites of creek chub were identified using standard parasitological methods and recorded as being present or absent.

All statistical analyses used in this paper were carried out following the methods outlined in Zar (1984), except when otherwise mentioned. Most calculations were done using Systat software. Parametric tests were performed whenever variances were homogenous. When variances were heterogenous, the equivalent non-parametric tests were used. Homogeneity of variance was verified using an  $F_{\max}$  test (Sokal & Rohlf, 1995).

Table I. General characteristics of the study lakes.

Lake	Surface area (ha)	Mean depth (m)	Sampling date
Brook trout lakes			
Carroll	34.4	11.0	July 28 1994
Cerné	10.4	4.4	August 1 1994
Léonard	13.0	12.6	July 26-27, 1994
Mean ( $\pm 1$ S. D.)	19.3 (13.2)	9.3 (4.3)	
Brook trout and creek chub lakes			
Du Camp	11.0	6.0	July 22 1992, August 11 1994
Petit Lac Carufel	10.1	6.1	July 29 1992, August 4 1994
Vertnez	38.8	11.9	July 21 1992, August 3 1994
Mean ( $\pm 1$ S. D.)	20.0 (16.3)	8.0 (3.4)	

Student's t-tests, or Mann-Whitney tests depending on whether or not variances were homogenous, were used to determine whether or not sex significantly influenced the abundance of a parasite species in trout. Abundance is defined as the mean number of individuals of a particular parasite species per fish examined (Margolis *et al.*, 1982). Spearman correlations also were performed to determine whether or not fish length and weight influenced the abundance of any parasite species in trout.

One-way ANOVAs were used to compare the abundances of Eubothrium salvelini (Schrank), Sterliadochona ephemeridarum (Zeder), Raphidascaris sp. and Echinorhynchus lateralis (Leidy) in trout among the three types of fish communities. All other parasite species abundances were compared using Kruskal-Wallis single factor ANOVAs. In the same way, one-way ANOVAs were used to compare the abundances of Crepidostomum farionis (Müller), E. salvelini, E. lateralis and Salmincola edwardsii (Olsson) in trout between the two mean depth categories. All other parasite species abundances were compared using Kruskal-Wallis single factor ANOVAs. Because every parasite species was tested twice, the confidence level was consequently raised to 97.5% ( $p = 0.025$ ) for every test performed and the significance of the results were determined using sequential Bonferroni corrections (Rice, 1989).

To evaluate the impact of brook trout diet shift on its parasite fauna, the mean number of parasites acquired through zoobenthic intermediate hosts (C. farionis, Crepidostomum cornutum (Osborn), S. ephemeridarum, Rhabdochona cascadii (Wigdor),

Paracuaria adunca (Creplin), Raphidascaris sp., E. lateralis and Neoechinorhynchus saginatus (Van Cleave & Bangham)) was compared between BTL and CCL using a Student's t-test. In the same way, we compared the mean number of parasites acquired by trout through planktonic intermediate hosts (Diphyllbothrium sp. and E. salvelini).

To determine if lake mean depth influenced the parasite fauna of brook trout, the mean number of allogenic parasites (Apophallus sp., Tetracotyle sp., Clinostomum marginatum (Rudolphi), Diphyllbothrium sp., P. adunca and Contracaecum sp.) was compared between the two lake categories using a Mann-Whitney test. Allogenic parasites are those that employ fish or other aquatic vertebrates as intermediate hosts and reach sexual maturity in birds or mammals (Esch *et al.*, 1988; Esch & Fernández, 1993). A Student's t-test was performed to compare the mean number of parasites acquired through planktonic intermediate hosts, and a Mann-Whitney test for benthic intermediate hosts, between shallow and deep lakes.

A cluster analysis of the lakes using euclidean distance and single linkage between groups was performed using the abundances (raw data) of the most common brook trout parasite species transmitted by feeding. The most common brook trout parasites were defined as the parasite species present in at least two thirds of the lakes of a type of fish community. Therefore, the following parasite species were used in order to analyse the effect of trout diet shift: C. farionis, C. cornutum, Diphyllbothrium sp., E. salvelini, S. ephemeredarum, R. cascadiella, E. lateralis, and N. saginatus.

## Results

All parasites were isolated from the gastro-intestinal tract of fish, except when otherwise mentioned. Eleven parasite species were found in creek chub (Table II) and fourteen parasite species were identified from brook trout (Table III). Five were common to both species of fish; they are C. marginatum, R. cascadilla, S. ephemeridarum, N. saginatus and E. lateralis (Tables II and III). Apophallus sp., C. cornutum, R. cascadilla and N. saginatus were found only in trout from CCL (Table III). Clinostomum marginatum and P. adunca were found exclusively in trout of Lake Carroll (allopatric) (Table III), even though C. marginatum was present in creek chub of Lake Vertnez (Table II). All other parasite species were present in brook trout of BTL and CCL (Table III).

Brook trout and creek chub parasite faunas were dominated by autogenic parasite species. Autogenic parasites are parasites that complete their entire life cycle within the aquatic ecosystem (Esch *et al.*, 1988; Esch & Fernández, 1993). Seven parasite species found in creek chub were autogenic (Dactylogyrus attenuatus (Mizelle & Klucka), Allocreadium lobatum (Wallin), R. cascadilla, S. ephemeridarum, Pseudocapillaria tomentosa (Dujardin), N. saginatus and E. lateralis) and four were allogenic (Neascus spp. 1 and 2, Diplostomulum sp. 1 and C. marginatum). Nine parasite species found in brook trout were autogenic (C. farionis, C. cornutum, E. salvelini, S. ephemeridarum, R. cascadilla, Raphidascaris sp., E. lateralis, N. saginatus and S. edwardsii) whereas five were allogenic (Apophallus sp., Diplostomulum sp. 2, C. marginatum, Diphyllbothrium sp. and P. adunca).

Adult parasites were more common in the parasite faunas of both fish species (see Tables II and III).

No differences between sexes for any parasites were observed after sequential Bonferroni corrections were applied (Rice, 1989). Therefore, trout sex did not have any influence on parasite abundance. Furthermore, no significant correlation was observed between fish length, or weight, and specific parasite abundance, as determined by Spearman correlations followed by sequential Bonferroni corrections (Rice, 1989). These results show that brook trout length and weight do not influence the abundance of parasites in trout in our study lakes.

When data collected herein were combined with data from Dubois et al. (1996), sequential Bonferroni corrections detected no significant differences among parasite abundances of trout between the different fish communities or lake depth categories studied (Tables IV and V). However, trends were observed. Crepidostomum farionis, which uses benthic intermediate hosts, was roughly three times more abundant in BTL than in those from WSL (Table IV), and about fourteen times more abundant than in those from CCL (Table IV). Sterliadochona ephemeridarum, which uses benthic intermediate hosts, was about five times more abundant in brook trout from BTL than in trout from WSL, and eleven times more abundant than in those from CCL (Table IV). Most larval parasites (Apophallus sp., Tetracotyle sp., C. marginatum and Diphyllbothrium sp.) occurred in low abundance or were absent from fish found in deep lakes (Table V). Parasites transmitted by

Table II. Prevalence of parasite species found in creek chub, Semotilus atromaculatus, (n = 20 fish per lake).

	Du Camp (%)	Petit Lac Carufel (%)	Vertnez (%)
Trematoda			
<u>Dactylogyrus attenuatus</u> (gills)	30	55	40
<u>Neascus</u> sp. 1 (metacercariae, abdominal cavity)	20	95	65
<u>Neascus</u> sp. 2 (metacercariae, skin)	100	0	85
<u>Diplostomulum</u> sp. 1 (metacercariae, eyes)	5	0	10
<u>Clinostomum marginatum</u> (metacercariae, muscle)	0	0	10
<u>Allocreadium lobatum</u> (adults and immatures)	65	55	45
Nematoda			
<u>Rhabdochona cascadilla</u>	75	100	75
<u>Sterliadochona ephemeridarum</u> (juveniles)	35	0	15
<u>Pseudocapillaria tomentosa</u>	5	0	0
Acanthocephala			
<u>Neoechinorhynchus saginatus</u>	0	80	25
<u>Echinorhynchus lateralis</u>	5	0	0



Table III. Prevalence and abundance ( $\pm 1$  S. D.) of parasite species found in brook trout, Salvelinus fontinalis, (n = 20 fish per lake).

	Carroll (BTL, D)		Cerné (BTL, S)		Léonard (BTL, D)		Du Camp (CCL, S)		Petit Lac Carufel (CCL, S)		Vertnez (CCL, D)	
	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab	%	Ab
<b>Trematoda</b>												
<u>Apophallus</u> sp. (metacercariae, skin)	0	0	0	0	0	0	0	0	100	83.1 (85.0)	100	13.6 (15.4)
<u>Diplostomulum</u> sp. 2 (metacercariae, eyes)	100	12.4 (18.8)	50	1.6 (3.2)	0	0	65	2.4 (3.3)	45	2.2 (3.7)	65	2.1 (2.8)
<u>Clinostomum marginatum</u> (metacercariae, muscle)	5	0.05 (0.2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<u>Crepidostomum farionis</u> (adults and immatures)	100	69.0 (62.6)	95	24.0 (23.0)	95	30.6 (41.2)	80	6.2 (13.6)	25	0.4 (0.7)	70	12.8 (47.7)
<u>Crepidostomum cornutum</u> (adults and immatures)	0	0	0	0	0	0	55	2.5 (4.9)	20	2.2 (8.2)	65	3.4 (6.2)
<b>Cestoda</b>												
<u>Diphylobothrium</u> sp. (plerocercoids, abdominal cavity)	5	0.1 (0.4)	10	0.2 (0.7)	0	0	0	0	0	0	60	1.0 (1.4)
<u>Eubothrium salvelini</u>	70	2.8 (3.8)	60	9.3 (19.1)	40	0.4 (0.6)	65	2.9 (5.8)	0	0	65	2.4 (4.0)
<b>Nematoda</b>												
<u>Sterliadochona ephemeridarum</u>	100	387.6 (366.0)	100	523.9 (503.2)	100	320.2 (317.1)	100	115.7 (95.5)	0	0	80	7.2 (17.4)

Table III (continued).

	Carroll (BTL, D) % Ab		Cerné (BTL, S) % Ab		Léonard (BTL, D) % Ab		Du Camp (CCL, S) % Ab		Petit Lac Carufel (CCL, S) % Ab		Vertnez (CCL, D) % Ab	
<u>Rhabdochona cascadii</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	25 (10.2)	3.4	30 (1.8)	0.9
<u>Paracuaria adunca</u> (L <sub>3</sub> juveniles, liver)	5	0.05 (0.2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<u>Raphidascaris</u> sp. (adults and L <sub>4</sub> juveniles)	0	0	5	0.05 (0.2)	0	0	0	0	0	0	10	0.1 (0.3)
Acanthocephala <u>Echinorhynchus lateralis</u>	100	34.6 (39.9)	100	22.4 (17.8)	90	7.4 (5.1)	75	5.5 (7.0)	100	67.2 (50.7)	95	47.6 (51.3)
<u>Neoechinorhynchus saginatus</u>	0	0	0	0	0	0	0	0	35	1.6 (3.9)	10	0.2 (0.5)
Copepoda <u>Salmincola edwardsii</u> (gills, skin)	0	0	90	20.9 (16.5)	90	7.4 (6.5)	100	25.2 (15.6)	85	3.6 (3.5)	20	0.4 (0.8)

Note: BTL: allopatric brook trout lake; CCL: brook trout and creek chub lake; D: deep lake; S: shallow lake; %: prevalence; Ab: abundance.

planktonic intermediate hosts (*Diphyllbothrium* sp. and *E. salvelini*), and benthos transmitted parasites (*C. farionis* and *S. ephemeridarum*) were about twice as abundant in shallow lakes than in deep lakes (Table V).

Parasite species with benthic intermediate hosts were significantly more abundant in allopatric brook trout (BTL) than in those occurring with creek chub (CCL) ( $t = 5.889$ ;  $p = 0.004$ ; Table VI). There was no significant difference in the abundance of parasites transmitted by planktonic intermediate hosts between trout from the two types of lakes (Table VI).

No significant difference was observed among allogenic parasite species abundance in trout between shallow and deep lakes ( $U = 5.5$ ;  $p = 0.481$ ), nor for parasites with planktonic intermediate hosts ( $t = 1.064$ ;  $p = 0.347$ ) or parasites with benthic intermediate hosts ( $U = 5.0$ ;  $p = 0.643$ ).

The dendrogram obtained from the cluster analysis showed two major groups (Figure 1). The first group was made up of one BTL and the second group of the remainder of the lakes. The second group also consisted of two groupings, one containing four BTL and the other, the remaining BTL and the sympatric brook trout populations. Within this last grouping, two WSL clumped together as did two CCL. The CCL then were joined by the remaining CCL, then by the remaining WSL, before being joined by the BTL.

Table IV. Mean abundance of brook trout, Salvelinus fontinalis, parasites in different lake types from the Laurentian Shield.

	BTL <sup>a</sup> (n = 6)	CCL <sup>b</sup> (n = 3)	WSL <sup>c,†</sup> (n = 3)
Trematoda			
<u>Apophallus</u> sp.	7.4 (18.1)	32.2 (44.5)	0
<u>Tetracotyle</u> sp.	0.9 (2.2)	0	0
<u>Diplostomulum</u> sp. 2	3.6* (5.9)	2.2 (0.2)	0
<u>Clinostomum marginatum</u>	0.01 (0.02)	0	0
<u>Crepidostomum farionis</u>	93.7 (109.4)	6.5 (6.2)	28.4 (26.4)
<u>Crepidostomum cornutum</u>	0	2.7 (0.6)	0
Cestoda			
<u>Diphyllbothrium</u> sp.	3.2 (7.6)	0.3 (0.6)	1.6 (1.8)
<u>Eubothrium salvelini</u>	3.0 (3.4)	1.8 (1.6)	4.4 (2.4)
Nematoda			
<u>Sterliadochona ephemeridarum</u>	455.5 (337.2)	41.0 (64.8)	81.4 (65.0)
<u>Rhabdochona cascadiila</u>	0	1.4 (1.8)	0

Table IV (continued).

	BTL <sup>a</sup> (n = 6)	CCL <sup>b</sup> (n = 3)	WSL <sup>c,†</sup> (n = 3)
<u>Paracuarria adunca</u>	0.01 (0.02)	0	0
<u>Raphidascaris</u> sp.	0.2 (0.5)	0.03 (0.06)	2.6 (4.5)
<u>Contracaecum</u> sp.	0.01 (0.02)	0	1.6 (2.8)
Acanthocephala			
<u>Echinorhynchus lateralis</u>	16.9 (16.2)	40.1 (31.5)	4.5 (7.7)
<u>Neoechinorhynchus saginatus</u>	0	0.6 (0.9)	0
Copepoda			
<u>Salmincola edwardsii</u>	8.6 (6.9)	9.8 (13.5)	0

Note: mean abundances were compared using a Kruskal-Wallis single factor ANOVA ( $p < 0,025$ ) for all parasite species except for E. salvelini, S. ephemeridarum, Raphidascaris sp. and E. lateralis, which were compared using a one-way ANOVA ( $p < 0,025$ ).

<sup>a</sup>: lakes Vautour<sup>†</sup>, Chute Noire<sup>†</sup>, De La Poche<sup>†</sup>, Cerné, Léonard and Carroll.

<sup>b</sup>: lakes Du Camp, Petit Lac Carufel and Vertnez.

<sup>c</sup>: lakes De La Joie<sup>†</sup>, Sauterelle<sup>†</sup> and Plouf<sup>†</sup>.

<sup>†</sup>: from Dubois et al., 1996.

\*: n = 4.

Table V. Mean abundance of brook trout, Salvelinus fontinalis, parasites from shallow (< 8 m mean depth) and deep (> 8 m mean depth) lakes of the Laurentian Shield.

	Shallow lakes (n = 4)	Deep lakes (n = 2)
Trematoda		
<u>Apophallus</u> sp.	11.1 (22.2)	0
<u>Tetracotyle</u> sp.	1.4 (2.7)	0
<u>Diplostomulum</u> sp. 2	0.9* (1.0)	6.2 (8.8)
<u>Clinostomum marginatum</u>	0	0.02 (0.04)
<u>Crepidostomum farionis</u>	115.6 (133.3)	49.8 (27.2)
Cestoda		
<u>Diphyllbothrium</u> sp.	4.8 (9.4)	0.05 (0.07)
<u>Eubothrium salvelini</u>	3.8 (4.0)	1.6 (1.7)
Nematoda		
<u>Sterliadochona ephemeridarum</u>	506.3 (422.4)	353.9 (47.6)
<u>Paracuaria adunca</u>	0	0.02 (0.04)
<u>Raphidascaris</u> sp.	0.3 (0.6)	0

Table V (continued).

	Shallow lakes (n = 4)	Deep lakes (n = 2)
<u>Contracaecum</u> sp.	0.01 (0.02)	0
Acanthocephala		
<u>Echinorhynchus</u> <u>lateralis</u>	14.8 (17.3)	21.0 (19.2)
Copepoda		
<u>Salmincola</u> <u>edwardsii</u>	11.0 (6.7)	3.7 (5.2)

Note: mean abundances were compared using a Kruskal-Wallis single factor ANOVA

( $p < 0,025$ ) for all parasite species except for C. farionis, E. salvelini, E. lateralis and S. edwardsii which were compared using a one-way ANOVA ( $p < 0,025$ ).

<sup>a</sup>: lakes Vautour<sup>†</sup>, Chute Noire<sup>†</sup>, De La Poche<sup>†</sup> and Cerné.

<sup>b</sup>: lakes Léonard and Carroll.

<sup>†</sup>: from Dubois *et al.*, 1996.

\*: n = 2.

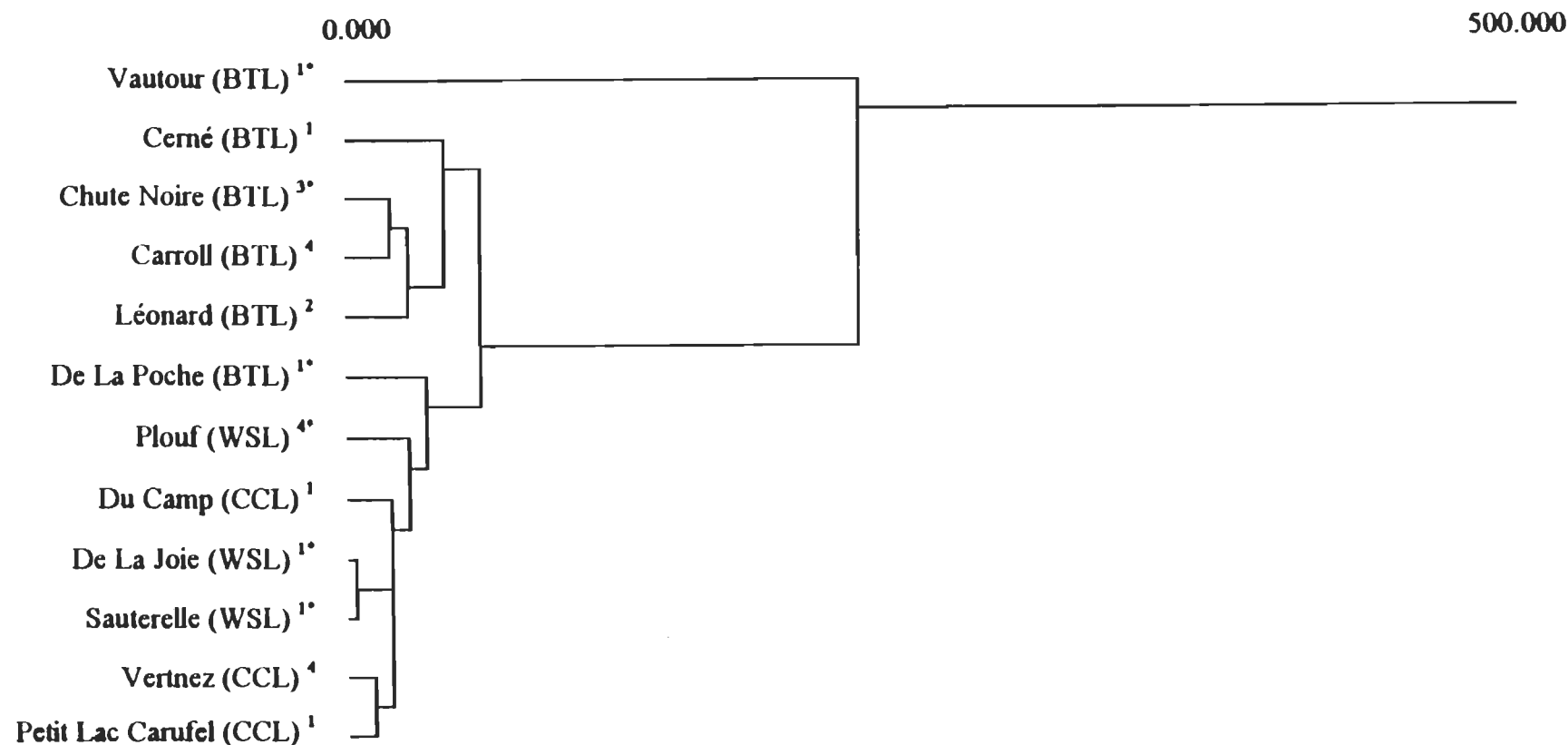
Table VI. Mean number ( $\pm 1$  S. D.) of brook trout, Salvelinus fontinalis, parasites acquired by feeding on zoobenthic and zooplanktonic intermediate hosts in brook trout lakes (BTL) and creek chub, Semotilus atromaculatus, and brook trout lakes (CCL).

	BTL <sup>a</sup>	CCL <sup>b</sup>	t	p
Zooplankton	4.3 $\pm$ 4.7	2.1 $\pm$ 1.8	0.744	0.498
Zoobenthos	473.3 $\pm$ 107.2	92.3 $\pm$ 32.6	5.889	0.004

Note: <sup>a</sup>: lakes Cerné, Léonard and Carroll.

<sup>b</sup>: lakes Du Camp, Petit Lac Carufel and Vertnez.





**Figure 1. Cluster analysis (single linkage between groups; euclidean distances) performed with the abundances of the most common brook trout parasite species per lake.**

**Note:** BTL: allopatric brook trout population; CCL: creek chub and brook trout population; WSL: white sucker and brook trout population.

<sup>1</sup>: small (< 15 ha surface area) shallow (< 8 m mean depth) lake; <sup>2</sup>: small deep (> 8 m mean depth) lake; <sup>3</sup>: large (> 15 ha surface area) shallow lake; <sup>4</sup>: large deep lake.

<sup>\*</sup>: from Dubois *et al.* (1996).

## Discussion

Although the locality of origin of the introduced creek chub is unknown, it is believed that they came from eutrophic waters of the St. Lawrence basin (Scott & Crossman, 1990), following introductions by fishermen and hydrographic basin interconnections (Lacasse & Magnan, 1994). Nevertheless, all the parasites identified from chub have been reported from Ontario lakes (Margolis & Arthur, 1979; McDonald & Margolis, 1995), and six have also been reported from Québec (Diplostomulum sp. 1, C. marginatum, A. lobatum, R. cascadilla, S. ephemeridarum and E. lateralis) (Margolis & Arthur, 1979; McDonald & Margolis, 1995). This is the first report of D. attenuatus, P. tomentosa and N. saginatus in creek chub in Québec.

Specialists are parasite species mostly restricted to one family of fish host whereas generalists are defined as parasite species that can infect a variety of fish families, based on host species records in Hoffman (1967) and Margolis & Arthur (1979). Parasites that colonized the lakes through the introduction of creek chub are referred to herein as recent introductions (Dubois *et al.*, 1996).

Out of the eleven parasites identified from creek chub, four species (D. attenuatus, A. lobatum, R. cascadilla and N. saginatus) can be considered as cyprinid specialists (Margolis & Arthur, 1979; McDonald & Margolis, 1995). All other parasites found in creek chub are either generalists (both Neascus spp., Diplostomulum sp. 1, C. marginatum and P. tomentosa) or salmonid specialists (S. ephemeridarum and E. lateralis) (Margolis & Arthur,

1979; McDonald & Margolis, 1995). At least eight parasite species (D. attenuatus, both Neascus spp., Diplostomulum sp.1, A. lobatum, R. cascadiella, P. tomentosa and N. saginatus) can be considered as recent introductions.

The four cyprinid specialists probably were introduced by creek chub, as they occurred only in chub and in trout living in sympatry with chub. Though not a cyprinid specialist, P. tomentosa was found in one creek chub from Lake Du Camp. The absence of P. tomentosa in brook trout or white sucker from this region leads us to conclude that this parasite has been able to colonize some lakes of the Laurentian Shield through the introduction of creek chub. However, it remains very rare, and may not be able to establish itself in the long term.

The allogenic parasites Neascus spp. and Diplostomulum sp. 1 occurred only in lakes with chub, and only infected chub. Thus, they may have been introduced by chub, or alternatively, may have been introduced by their definitive hosts, and are specific to cyprinids. The only other allogenic parasite from chub, C. marginatum, has never been reported from creek chub or brook trout in Québec (Margolis & Arthur, 1979; McDonald & Margolis, 1995), although Dubois *et al.* (1996) reported Clinostomum sp. in northern redbelly dace from a white sucker and brook trout lake in the Laurentian Shield. In this study, the parasite was found in chub from one lake containing both creek chub and brook trout, and in one allopatric brook trout population. The irregular distribution of this parasite suggests that it has been introduced sporadically by birds.

Amin & Minckley (1996) concluded that generalists should be better than specialists at invading and colonising new habitats. Our findings show that four out of eight parasite species that might have been introduced by creek chub were cyprinid specialists. Furthermore, Bauer & Hoffman (1976) and Bauer (1991) argued that parasites with the simplest life cycles, and those with cosmopolitan intermediate hosts or using a variety of intermediate hosts, are the ones most likely to be good colonists. Marcogliese & Cone (1991b) also consider that those parasites that are ubiquitous have become so as a result of the simplicity of their life cycle, or the widespread abundance and distribution of their intermediate hosts. Our results show that recent introductions consist of species with both simple and complex life cycles. Out of the eight recent introductions, only one is known to have a direct life cycle (D. attenuatus), although P. tomentosa also may be homoxenous (Moravec, 1994). Other introductions may have been facilitated by the widespread abundance and distribution of intermediate hosts such as mayflies or ostracods (A. lobatum, R. cascadilla and N. saginatus).

Esch et al. (1988) concluded that allogenic parasites have a greater colonization potential and ability than autogenic parasites, due to host vagility and ability to cross barriers between habitats. Our results suggest that recent introductions consist of both allogenic and autogenic parasite species. In fact, five of the recent introductions are autogenic species whereas three are allogenic. Kennedy & Fitch (1990) and Marcogliese & Cone (1991b) also have shown that autogenic parasite species can be successful colonists. Kennedy (1994)

found that all the introduced parasite species that colonized Britain were autogenic. The anthropogenic introduction of creek chub may have facilitated the establishment of autogenic species in these lakes by accelerating their usually low colonizing potential (Dubois *et al.*, 1996). Kennedy (1994) also considers that the successful colonization of a new habitat depends on the similarity in biotic and abiotic conditions between the source locality and the locality being colonized. Our results suggest however that several parasite species from eutrophic waters of the St. Lawrence basin were able to colonize the oligotrophic waters of the Laurentian Shield along with chub.

Kennedy (1993) pointed out that crossing spatial barriers between habitats is only the first step in a successful colonization. Colonists still must overcome the barriers that prevent colonization (Kennedy, 1993). Overcoming those barriers requires parasite adaptability and wide host specificity, a suitable climate and water chemistry, the presence of suitable hosts at suitable densities, and an invasion propagule of a minimum size (Kennedy, 1993). Furthermore, parasites with indirect life cycles have to pass through several transmission windows, as opposed to parasites with direct life cycles (Kennedy, 1993). With the exception of salmonid specialists, all creek chub parasites colonized the lakes of the Laurentian Shield as a result of anthropogenic introductions of creek chub or by transport in bird or mammalian hosts. They probably represent a fraction of the total number of parasites that were introduced in those lakes in the past 50 to 70 years. Pseudocapillaria tomentosa may in fact be an introduced parasite species that has not yet been able to

colonize the lakes of the Laurentian Shield. The establishment of D. attenuatus in lakes of the Laurentian Shield may have been achieved because its host was present, or as a result of the simplicity of its life cycle. Finally, widespread abundance and distribution of adequate intermediate hosts also may have facilitated the establishment of cyprinid specialists with indirect life cycles in lakes of the Laurentian Shield.

Although usually associated with cyprinid definitive hosts (Margolis & Arthur, 1979; McDonald & Margolis, 1995), R. cascadilla infected brook trout, but not to the same degree as chub. Thus, when living in sympatry with creek chub, brook trout can acquire some chub parasites. Trout may acquire the parasite by feeding on mayfly intermediate hosts, or through postcyclic transmission (Nickol, 1985) by consuming infected chub or dace (Moravec, 1972). Lacasse and Magnan (1992) have shown that predation by brook trout on small prey fish was higher in creek chub and brook trout lakes than in brook trout lakes. Furthermore, East & Magnan (1991) have shown that predation by trout on small fish, mostly northern redbelly dace, can be important and that it was higher in lakes containing brook trout, creek chub and northern redbelly dace together than in lakes containing either brook trout and creek chub or brook trout and northern redbelly dace.

Neoechinorhynchus saginatus is an autogenic cyprinid specialist that uses ostracod intermediate hosts (Margolis & Arthur, 1979; McDonald & Margolis, 1995). Like R. cascadilla, this parasite infected trout occurring sympatrically with creek chub. The absence of N. saginatus from northern redbelly dace (Dubois et al., 1996), the other cyprinid fish

species present in these lakes, suggests that this parasite has been introduced in the Laurentian Shield lakes through the introduction of creek chub. This parasite was able to successfully colonize not only this region, but also a new fish host species. The presence of this parasite in brook trout may be due to brook trout feeding on infected gammarid intermediate hosts or by preying upon infected creek chub (i.e. postcyclic transmission); as reported before, brook trout piscivory on small cyprinids is more important in sympatric creek chub and brook trout populations (East & Magnan, 1991). Postcyclic transmission of neoechinorhynchids and other acanthocephalans has been documented (Uglen & Beck, 1972; Lassi re & Crompton, 1988; Valtonen & Julkunen, 1995).

Two salmonid specialists (*S. ephemeridarum* and *E. lateralis*) were found in creek chub. Thus, parasite exchange also occurred from brook trout to creek chub. With the exception of *C. marginatum*, *R. cascadi lla*, *N. saginatus* and *P. adunca*, all parasites identified from brook trout in this study have been previously reported in brook trout from Qu bec. *Paracuaria adunca* was probably introduced in Lake Carroll by its definitive host, the ring-billed gull, *Larus delawarensis* (Ord), which is present in the region. Whether it was able to successfully colonize that lake remains to be seen since only one parasite from one host was found. This parasite requires amphipods as intermediate hosts, and fish act as paratenic hosts (Anderson & Wong, 1982).

Several authors consider fish-parasite assemblages to be the result of the phylogenetic ties that bind hosts and parasites (Halvorsen, 1971; Wootten, 1973; Andersen

& Valtonen, 1990; Marcogliese & Cone, 1991b; Valtonen & Julkunen, 1995; Dubois et al., 1996). While some parasite species were exchanged between brook trout and creek chub, most were not. Therefore, there appears to be a phylogenetic component to fish parasite community structure. Nevertheless, Dubois et al. (1996) found no parasite exchange between brook trout and white sucker, whereas we found that some parasites were exchanged between creek chub and brook trout. Such findings may be the result of creek chub and brook trout being more closely related than white sucker and brook trout (Nelson, 1984), given that parasite exchange is more extensive among more closely related fish species (Leong & Holmes, 1981).

Janovy et al. (1992) pointed out that the presence of a parasite is proof that the chemical and physical environment provided by the host is adequate to support the parasite, at least temporarily. The proximal factors that control the host-parasite encounter are largely ecological (Janovy et al., 1992). Niche overlap between creek chub and brook trout create opportunities for overlap in host-parasite encounters, thus permitting limited exchange between the fish species. It therefore seems that parasite host specificity, an evolutionary process, in conjunction with niche shift resulting from the introduction of a fish competitor which can be regarded as a chance colonization event, an ecological process, both contributed to the structure of the component community of brook trout.

Crepidostomum farionis and S. ephemeridarum were considerably more abundant in trout from brook trout lakes than in trout occurring with creek chub. Brook trout acquire



these parasites by feeding on mayfly nymphs, their main benthic food item (Tremblay & Magnan, 1991). When creek chub and brook trout occur sympatrically, brook trout feed on zooplankton (Magnan & Fitzgerald, 1982; Magnan, 1988, 1989; Lacasse & Magnan, 1992), thus reducing its recruitment of mayfly nymph transmitted parasites. Frandsen *et al.* (1989) showed how fish feeding on zoobenthos had a parasite fauna dominated by trematodes whereas fish feeding on zooplankton had more cestodes. Dubois *et al.* (1996) showed that brook trout living in allopatry tended to have a parasite fauna dominated by *C. farionis* and *S. ephemeridarum*, whereas brook trout living sympatrically with white sucker tended to harbour more cestodes. Although our results support their conclusions with regards to zoobenthos transmitted parasites, there were no discernable trends concerning zooplankton transmitted parasites. The absence of difference in zooplankton transmitted parasites might be attributable to the incomplete diet shift displayed by brook trout in the presence of creek chub (Magnan & Fitzgerald, 1982, 1984; Magnan, 1989).

Contrary to Marcogliese & Cone (1991b), we found fewer zooplankton transmitted parasites in deep lakes than in shallow lakes. Marcogliese & Cone (1991b) and Dubois *et al.* (1996) proposed that lake mean depth, an index of littoral zone development, might be a factor influencing parasite community structure. Marcogliese & Cone (1991b) suggested that fish living in shallow lakes should harbour higher proportions of larval allogenic parasites than those living in deeper lakes, due to greater accessibility to food resources such as benthos and fish for waterfowl and piscivorous mammals. They also suggested that in

deep lakes, where benthos is not as readily available, fish harbour more parasites with planktonic intermediate hosts. The low abundance or absence of allogenic parasites such as Apophallus sp., Tetracotyle sp., C. marginatum and P. adunca from our deep lakes, coupled with the relatively high mean abundance of Apophallus sp. in some of our shallow lakes supports the hypothesis that lake mean depth has an important influence on the parasite fauna of fish.

Even though no significant statistical differences were observed between parasite abundances among the different communities or mean depth categories, some notable differences are apparent and their lack of significance might be attributable to the low number of replicates (lakes). Raising that number may allow these differences to become statistically significant by reducing the probability of making a type II error.

The cluster analysis showed that lakes with similar fish communities did tend to clump together. Thus, fish community structure clearly influences parasite community structure in brook trout. The sympatric brook trout lakes all clumped together before being joined by the brook trout lakes. This is probably a result of the diet shift of trout when it occurs with creek chub or white sucker (Magnan, 1988, 1989; Tremblay & Magnan, 1991; Lacasse & Magnan, 1992). The first lakes to clump together were white sucker lakes. This may be due to the complete diet shift of trout when it occurs with white sucker (Magnan, 1988, 1989; Tremblay & Magnan, 1989; Lacasse & Magnan, 1992). The creek chub lakes also may have clumped together, and separately from the white sucker lakes, as a result of

the chub parasites that are being acquired by trout. The brook trout lakes are similar to each other in that trout in those lakes harbour a normal (sensu Marcogliese & Cone, 1991a) brook trout fauna. Marcogliese & Cone (1991a) showed that Newfoundland trout had typical trout parasite faunas, but that mainland trout acquired parasites from other species in addition to normal trout fauna. However, even if all lakes were chosen in order to minimize differences other than type of fish community, it nonetheless remains that a certain degree of variation exists between lakes, a variation that is likely due to local factors. Indeed, Lacasse & Magnan (1992) demonstrated that, in addition to competition between baitfish and trout, several other environmental variables contributed to the variability in the diet of trout in the different fish communities, including macrophyte abundance and sampling date. Kennedy (1978a) also correlated local factors such as lake size and lake altitude with the number of parasite species in British brown trout, Salmo trutta (L.), whereas Hartvigsen & Kennedy (1993) concluded that, although not identified, local factors promoting dissimilarities between brown trout helminth communities among British reservoirs were quite strong.

The introduction of creek chub had a considerable impact on the parasite community structure of lakes of the Laurentian Shield as well as on the community structure of brook trout parasites in the same fish communities. Parasite community structure in brook trout was affected by parasite exchange, by diet shift due to competitive interactions with chub, and by inter-lake variation due to depth and other factors. Consequently, it seems that parasite community structure is influenced by a combination of both biotic and abiotic

factors, and that parasite assemblages are not organized as a result of a single determinant factor (Hartvigsen & Kennedy, 1993; Aho & Bush, 1994).

#### Acknowledgements

We thank S. Verville, A. Bergeron and Y. Paquette for their invaluable field assistance, and J. Archambault, C. Garceau and V. Lemay of the Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec, and E. Albert of the Department of Fisheries and Oceans Canada, for logistic support.

#### References

- Aho, J. M. & A. O. Bush, 1994. Community richness in parasites of some freshwater fishes from North America. Pages 185-193 in R. E. Ricklefs & D. Schluter (ed.). Species Diversity in Ecological Communities. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Amin, O. M. & W. L. Minckley, 1996. Parasites of some fish introduced into an Arizona reservoir, with notes on introductions. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 63: 193-200.
- Andersen, K. I. & E. T. Valtonen, 1990. On the infracommunity structure of adult cestodes in freshwater fishes. *Parasitology*, 101: 257-264.

- Anderson, R. C. & P. L. Wong, 1982. The transmission and development of Paracuarina adunca (Creplin, 1846) (Nematoda: Acuarioidea) of gulls (Laridae). Canadian Journal of Zoology, 60: 3092-3104.
- Bailey, R. E. & L. Margolis, 1987. Comparison of parasite fauna of juvenile sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) from southern British Columbian and Washington State lakes. Canadian Journal of Zoology, 65: 420-431.
- Bauer, O. N., 1991. Spread of parasites and diseases of aquatic organisms by acclimatization: a short review. Journal of Fish Biology, 39: 679-686.
- Bauer, O. N. & G. L. Hoffman, 1976. Helminth range extension by translocation of fish. Pages 163-172 in L. A. Page (ed.). Wildlife Diseases. Plenum Publishing Corporation, New-York, USA.
- Dogiel, V. A., 1961. Ecology of the parasites of freshwater fishes. Pages 1-47 in V. A. Dogiel, G. K. Petrushevski & Y. I. Polyanski (ed.). Parasitology of Fishes. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.
- Dubois, N., D. J. Marcogliese & P. Magnan, 1996. Effects of the introduction of white sucker, Catostomus commersoni, on the parasite fauna of brook trout, Salvelinus fontinalis. Canadian Journal of Zoology, 74: 1304 -1312.
- East, P. & P. Magnan, 1991. Some factors regulating piscivory of brook trout, Salvelinus fontinalis, in lakes of the Laurentian Shield. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 48: 1735-1743.

- Esch, G. W. & J. C. Fernández (first edition), 1993. A Functional Biology of Parasitism: Ecological and Evolutionary Implications. Chapman & Hall, London / Glasgow / New-York / Tokyo / Melbourne / Madras.
- Esch, G. W., C. R. Kennedy, A. O. Bush & J. M. Aho, 1988. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitology*, 96: 519-532.
- Frandsen, F., H. J. Malmquist & S. S. Snorrason, 1989. Ecological parasitology of polymorphic arctic charr, Salvelinus alpinus (L.), in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Fish Biology*, 34: 281-297.
- Fraser, N. C. & G. Power, 1984. The interactive segregation of landlocked arctic charr (Salvelinus alpinus) from lake charr (S. namaycush) and brook charr (S. fontinalis) in two lakes of subarctic Québec, Canada. Pages 163-181 in L. Johnson & B. L. Burns (ed.). *Biology of the Arctic Charr*, Proceedings of the International Symposium on Arctic Charr. University of Manitoba Press, Winnipeg, Canada.
- Halvorsen, O., 1971. Studies of the helminth fauna of Norway XVIII: on the composition of the parasite fauna of coarse fish in the River Glomma, south-eastern Norway. *Norwegian Journal of Zoology*, 19: 181-192.
- Hartvigsen, R. & C. R. Kennedy, 1993. Patterns in the composition and richness of helminth communities in brown trout, Salmo trutta, in a group of reservoirs. *Journal of Fish Biology*, 43: 603-615.

- Hoffman, G. L. (first edition), 1967. Parasites of North American Freshwater Fishes. University of California Press, Berkeley / Los Angeles / London.
- Janovy, J. Jr., R. E. Clopton & T. J. Percival, 1992. The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *Journal of Parasitology*, 78: 630-640.
- Kennedy, C. R., 1978a. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout Salmo trutta from British Lakes. *Journal of Fish Biology*, 13: 255-263.
- Kennedy, C. R., 1978b. The parasite fauna of resident char Salvelinus alpinus from Arctic islands, with special reference to Bear Island. *Journal of Fish Biology*, 13: 457-466.
- Kennedy, C. R., 1981. Parasitocoenoses dynamics in freshwater ecosystems in Britain. *Trudy Zoological Institute AN USSR*, 108: 9-22.
- Kennedy, C. R., 1985. Interactions of fish and parasite populations: to perpetuate or pioneer? Pages 1-20 in D. Rollinson & R. M. Anderson (ed.). Linnean Society Symposium Series no. 1. Academic Press, London, UK.
- Kennedy, C. R., 1993. Introductions, spread and colonization of new localities by fish helminth and crustacean parasites in the British Isles: a perspective and appraisal. *Journal of Fish Biology*, 43: 287-301.
- Kennedy, C. R., 1994. The ecology of introductions. Pages 189-208 in A. W. Pike & J. W. Lewis (ed.). *Parasitic Diseases of Fish*. Samara Publishing Ltd, Tresaith, UK.

- Kennedy, C. R. & D. J. Fitch, 1990. Colonization, larval survival and epidemiology of the nematode Anguillicola crassus, parasitic in the eel, Anguilla anguilla, in Britain. *Journal of Fish Biology*, 36: 117-131.
- Kennedy, C. R., R. Hartvigsen & O. Halvorsen, 1991. The importance of fish stocking in the dissemination of parasites throughout a group of reservoirs. *Journal of Fish Biology*, 38: 541-552.
- Kennedy, C. R., D. d'A. Laffoley, G. Bishop, P. Jones & M. Taylor, 1986. Communities of parasites of freshwater fish of Jersey, Channel Islands. *Journal of Fish Biology*, 29: 215-226.
- Lacasse, S. & P. Magnan, 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, Salvelinus fontinalis, in lakes of the Laurentian Shield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 1001-1009.
- Lacasse, S. & P. Magnan, 1994. Distribution post-glacière de l'omble de fontaine dans le bassin hydrographique du fleuve Saint-Laurent: impact des interventions humaines. Université du Québec à Trois-Rivières, pour le Ministère de l'environnement et de la faune du Québec.
- Lachance, S. & P. Magnan, 1990. Comparative ecology and behavior of domestic, hybrid, and wild strains of brook trout, Salvelinus fontinalis, after stocking. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47: 2285-2292.



- Lassière, O. L. & D. W. T. Crompton, 1988. Evidence for post-cyclic transmission in the life-history of Neoechinorhynchus rutili (Acanthocephala). *Parasitology*, 97: 339-343.
- Leong, T. S. & J. C. Holmes, 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. *Journal of Fish Biology*, 18: 693-713.
- Magnan, P., 1988. Interactions between brook charr, Salvelinus fontinalis, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45: 999-1009.
- Magnan, P., 1989. The impact of cyprinid and catostomid introductions on brook char, Salvelinus fontinalis, populations: a review. *Physiology and Ecology of Japan*, Special Volume 1: 337-356.
- Magnan, P. & G. J. Fitzgerald, 1982. Resource partitioning between brook trout (Salvelinus fontinalis Mitchill) and creek chub (Semotilus atromaculatus Mitchill) in selected oligotrophic lakes of southern Québec. *Canadian Journal of Zoology*, 60: 1612-1617.
- Magnan, P. & G. J. Fitzgerald, 1984. Ontogenetic changes in diel activity, food habits and spatial distribution of juvenile and adult creek chub, Semotilus atromaculatus. *Environmental Biology of Fishes*, 11: 301-307.

- Marcogliese, D. J. & D. K. Cone, 1991a. Do brook charr (Salvelinus fontinalis) from insular Newfoundland have different parasites than their mainland counterparts? Canadian Journal of Zoology, 69: 809-811.
- Marcogliese, D. J. & D. K. Cone, 1991b. Importance of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland. Canadian Journal of Zoology, 69: 2962-2967.
- Margolis, L. & J. R. Arthur, 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, no. 199, Ottawa, Canada.
- Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris & G. A. Schad, 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). Journal of Parasitology, 68: 131-133.
- McDonald, T. E. & L. Margolis, 1995. Synopsis of the parasites of fishes of Canada: supplement (1978-1993). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, no. 122.
- Moravec, F., 1972. General characterization of the nematode genus Rhabdochona with a revision of the South American species. Vestnik Ceskoslovenske Spolecnosti Zoologicke, 36: 29-46.
- Moravec, F. (first edition), 1994. Parasitic Nematodes of Freshwater Fishes of Europe. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London.

- Nelson, J. S. (second edition), 1984. *Fishes of the World*. John Wiley and Sons, New-York / Chichester / Brisbane / Toronto / Singapore.
- Nickol, B. B., 1985. Epizootology. Pages 307-346 in D. W. T. Crompton & B. B. Nickol (ed.). *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rice, W. R., 1989. Analysing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223-225.
- Scott, W. B. & E. J. Crossman, 1990. Poissons d'eau douce du Canada. *Bulletin canadien des sciences halieutiques et aquatiques*, no 184.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf (third edition), 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New-York, USA.
- Tremblay, S. & P. Magnan, 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (Salvelinus fontinalis) and white sucker (Catostomus commersoni). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 857-867.
- Uglen, G. L. & S. M. Beck, 1972. The life cycle of Neoechinorhynchus cristatus Lynch, 1936 (Acanthocephala) with notes on the hatching of eggs. *Journal of Parasitology*, 50: 721-730.
- Valtonen, E. T. & M. Julkunen, 1995. Influence of the transmission of parasites from prey fishes on the composition of the parasite community of a predatory fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 233-245.
- Venne, H. & P. Magnan, 1995. The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology*, 46: 669-686.

- Wisniewski, W. L., 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake (parasitofauna of the biocoenosis of Druzno Lake-Part I). *Acta Parasitologica Polonica*, 6: 1-64.
- Wootten, R., 1973. The metazoan parasite-fauna of fish from Hanningfield Reservoir, Essex, in relation to features of the habitat and host populations. *Journal of Zoology* (1965-1984), 171: 323-331.
- Zar, J. H. (second edition), 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, USA.

## RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE

- Aho, J. M. et Kennedy, C. R. 1984. Seasonal population dynamics of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder) from the river Swincombe, England. J. Fish Biol. **25**: 473-489.
- Amin, O. M. et Minckley, W. L. 1996. Parasites of some fish introduced into an Arizona reservoir, with notes on introductions. J. Helminthol. Soc. Wash. **63**: 193-200.
- Andersen, K. I. et Valtonen, E. T. 1990. On the infracommunity structure of adult cestodes in freshwater fishes. Parasitology, **101**: 257-264.
- Bailey, R. E. et Margolis, L. 1987. Comparison of parasite fauna of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from southern British Colombian and Washington State lakes. Can. J. Zool. **65**: 420-431.
- Bauer, O. N. 1991. Spread of parasites and diseases of aquatic organisms by acclimatization: a short review. J. Fish Biol. **39**: 679-686.
- Bauer, O. N. et Hoffman, G. L. 1976. Helminth range extension by translocation of fish. Dans Wildlife Diseases. Édité par L. A. Page. Plenum, New-York. pp. 163-172.
- Bérubé, M. et Curtis, M. A. 1986. Transmission of *Diphyllbothrium ditremum* to arctic char (*Salvelinus alpinus*) in two subarctic Québec lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **43**: 1626-1634.

- Bush, A. O. et Holmes, J. C. 1986. Intestinal parasites of lesser scaup ducks: patterns of association. *Can. J. Zool.* **64**: 132-141.
- Chandler, M. et Cabana, G. 1991. Sexual dichromatism in North American freshwater fish: do parasites play a role? *Oikos* **60**: 322-328.
- Chinniah, V. C. et Threlfall, W. 1978. Metazoan parasites of fish from Smallwood Reservoir, Labrador, Canada. *J. Fish Biol.* **13**: 203-213.
- Chubb, J. C. 1963. On the characterization of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **141**: 609-621.
- Chubb, J. C. 1964. A preliminary comparison of the specific composition of the parasite fauna of the fish of Llyn Padarn, Caernarvonshire, an oligotrophic lake, and Llyn Tegid (Bala lake), Merionetshire, a late oligotrophic or early mesotrophic lake. *Wiad. Parazyt.* **10**: 499-510.
- Chubb, J. C. 1970. The parasite fauna of British freshwater fish. *Symp. Brit. Soc. Parasitol.* **8**: 119-144.
- Conneely, J. J. et McCarthy, T. K. 1986. Ecological factors influencing the composition of the parasite fauna of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in Ireland. *J. Fish Biol.* **28**: 207-219.
- Curtis, M. A. 1988. Determinants in the formation of parasite communities in coregonids. *Finnish Fish. Res.* **9**: 303-312.

- Dobson, A. P., Pacala, S. V., Roughgarden, J. D., Carper, E. R. et Harris, E. A. 1992. The parasites of *Anolis* lizards in the northern Lesser Antilles I. Patterns of distribution and abundance. *Oecologia*. **91**: 110-117.
- Dobson, A. P. et Pacala, S. V. 1992. The parasites of *Anolis* lizards in the northern Lesser Antilles. II. The structure of the parasite community. *Oecologia* **91**: 118-125.
- Dogiel, V. A. 1961. Ecology of the parasites of freshwater fishes. *Dans Parasitology of fishes. Édité par V. A. Dogiel, G. K. Petrushevski., and Y. I. Polyanski.* Oliver and Boyd, Edinburgh. pp. 1-47.
- Dubois, N., Marcogliese, D. J. et Magnan, P. 1996. Effects of the introduction of white sucker, *Catostomus commersoni*, on the parasite fauna of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Can. J. Zool.* **74**: 1304 -1312.
- Esch, G. W. 1971. Impact of ecological succession on the parasite fauna in centrarchids from oligotrophic and eutrophic lakes. *Am. Midl. Nat.* **86**: 160-168.
- Esch, G. W. et Fernández, J. C. 1993. A functional biology of parasitism: ecological and evolutionary implications. Chapman and Hall, New-York. p. 148.
- Esch, G. W., Kennedy, C. R., Bush, A. O. et Aho, J. M. 1988. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitology*, **96**: 519-532.



- Frandsen, F., Malmquist, H. J. et Snorrason, S. S. 1989. Ecological parasitology of polymorphic arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Thingvallavatn, Iceland. J. Fish Biol. **34**: 281-297.
- Fraser, N. C. et Power, G. 1984. The interactive segregation of landlocked arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from lake charr (*S. namaycush*) and brook charr (*S. fontinalis*) in two lakes of subarctic Québec, Canada. Dans Biology of the arctic charr. Proceedings of the International Symposium on Arctic Charr. Édité par L. Johnson and B. Burns. University of Manitoba Press, Winnipeg. pp. 163-181.
- Guégan, J.-F. et C. R. Kennedy. 1993. Maximum local helminth parasite community richness in British freshwater fish: a test of the colonization time hypothesis. Parasitology **106**: 91-100.
- Guégan, J.-F., Lambert, A., Lévêque, C., Combes, C. et Euzet, L. 1992. Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? Oecologia **90**: 197-204.
- Halvorsen, O. 1971. Studies of the helminth fauna of Norway XVIII: on the composition of the parasite fauna of coarse fish in the River Glomma, south-eastern Norway. Norw. J. Zool. **19**: 181-192.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and the satellite species hypothesis. Oikos **38**: 210-221.
- Hanski, I. 1991. Reply to Nee, Gregory and May. Oikos **62**: 88-89.

- Hartvigsen, R. et Halvorsen, O. 1993. Common and rare trout parasites in a small landscape system. *Parasitology* **106**: 101-105.
- Hartvigsen, R. et Halvorsen, O. 1994. Spatial patterns in the abundance and distribution of parasites of freshwater fish. *Parasitology Today* **10**: 28-31.
- Hartvigsen, R. et Kennedy, C. R. 1993. Patterns in the composition and richness of helminth communities in brown trout, *Salmo trutta*, in a group of reservoirs. *J. Fish Biol.* **43**: 603-615.
- Henricson, J. 1977. The abundance and distribution of *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch) and *D. ditremum* (Creplin) in the char *Salvelinus alpinus* (L.) in Sweden. *J. fish Biol.* **11**: 231-248.
- Hoffman, G. L. 1967. *Parasites of North American Freshwater Fishes*. University of California Press, Berkeley / Los Angeles / London. 486 pp.
- Holmes, J. C. 1979. Population regulation and parasite flow through communities. *Dans Host-parasite interfaces. Édité par* B. B. Nickol. Academic Press, New-York. pp. 27-46.
- Holmes, J. C. et Price, P. T. 1986. Communities of parasites. *Dans Community ecology: pattern and process. Édité par* B. K. Anderson et J. Kikkawa. Blackwell Scientific Publications. pp.187-213.
- Janovy, J. Jr., Clopton, R. E. et Percival, T. J. 1992. The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *J. Parasitol.* **78**: 630-640.

- Kennedy, C. R. 1977. Distribution and zoogeographical characteristics of the parasite fauna of char *Salvelinus alpinus* in Arctic Norway, including Spitsbergen and Jan Mayen islands. *Astarte* **10**: 49-55.
- Kennedy, C. R. 1978a. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British Lakes. *J. Fish Biol.* **13**: 255-263.
- Kennedy, C. R. 1978b. The parasite fauna of resident char *Salvelinus alpinus* from Arctic islands, with special reference to Bear Island. *J. Fish Biol.* **13**: 457-466.
- Kennedy, C. R. 1981. Parasitocoenoses dynamics in freshwater ecosystems in Britain. *Dans Ekologisheske Aspekts Parasitologii. Édité par O. N. Bauer. Trudy Zool. Inst. Ak. N. SSSR* **108**: 9-22.
- Kennedy, C. R. 1985. Interactions of fish and parasite populations: to perpetuate or pioneer? *Linnean Soc. Symp. Series. 1. London. Academic Press.* pp. 1-20.
- Kennedy, C. R. 1994. The ecology of introductions. *Dans Parasitic diseases of fish. Édité par A. W. Pike, and J. W. Lewis. Samara Publishing Ltd. Tresaith.* pp. 189-208.
- Kennedy, C. R. et Fitch, D. J. 1990. Colonization, larval survival and epidemiology of the nematode *Anguillicola crassus*, parasitic in the eel, *Anguilla anguilla*, in Britain. *J. Fish Biol.* **36**: 117-131.
- Kennedy, C. R., Bush, A. O. et Aho, J. M. 1986a. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Parasitology*, **93**: 205-215.

- Kennedy, C. R., Hartvigsen, R. et Halvorsen, O. 1991. The importance of fish stocking in the dissemination of parasites throughout a group of reservoirs. *J. Fish Biol.* **38**: 541-552.
- Kennedy, C. R., Laffoley, D. D'A., Bishop, G., Jones, P. et Taylor, M. 1986b. Communities of parasites of freshwater fish of Jersey, Channel Islands. *J. Fish Biol.* **29**: 215-226.
- Kuris, A. M., Blaustein, A. R. et Alio, J. J. 1980. Hosts as islands. *Am. Nat.* **116**: 570-586.
- Lawler, G. H. 1970. Parasites of coregonid fishes. *Dans Biology of coregonid fishes. Édité par C. C. Lindsey and C. S. Woods. University of Manitoba Press, Winnipeg.* pp. 279-309.
- Leong, T. S. et Holmes, J. C. 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. *J. Fish Biol.* **18**: 693-713.
- MacArthur, R. H. et Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook char, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 999-1009.
- Magnan, P. 1989. The impact of cyprinid and catostomid introductions on brook char, *Salvelinus fontinalis*, populations: a review. *Physiol. Ecol. Japan, Spec.* **1**: 337-356.

- Marcogliese, D. J. et Cone, D. K. 1991a. Do brook charr (*Salvelinus fontinalis*) from insular Newfoundland have different parasites than their mainland counterparts? Can. J. Zool. **69**: 809-811.
- Marcogliese, D. J. et Cone, D. K. 1991b. Importance of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland. Can. J. Zool. **69**: 2962-2967.
- Margolis, L. et Arthur, J. R. 1979. Synopsis of the parasites of fishes of Canada. Bull. Fish. Res. Board Can. No. 199.
- Margolis, L., Esch G. W., Holmes J. C., Kuris A. M. et Schad G. A. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an *ad hoc* committee of the American Society of Parasitologists). J. Parasitol. **68**: 131-133.
- Nagasawa, K., Egusa, S., Hara, T. et Yagisawa, I. 1983. Ecological factors influencing the infection levels of salmonids by *Acanthocephalus opsariichthydis* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in lake Yunoko, Japan. Fish Path. **18(2)**: 53-60.
- Nee, S., Gregory, R. D. et May, R. M. 1991. Core and satellite species: theory and artefacts. Oikos **62(1)**: 83-87.
- Petersson, Å. 1969. Cestodfaunan hos släktat *Coregonus* i Sverige. 151 pp.
- Poulin, R. 1991. Group-living and the richness of the parasite fauna in Canadian freshwater fishes. Oecologia **86**: 390-394.

- Poulin, R., Curtis, M. A. et Manfred, E. R. 1991. Size, behaviour, and acquisition of ectoparasitic copepods by brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Oikos* **60**: 1-6.
- Price, P. W. et Clancy, K. M. 1983. Patterns in the number of helminth parasite species in freshwater fishes. *J. Parasitol.* **69**: 449-454.
- Ranta, E. 1992. Gregariousness versus solitude: another look at parasite faunal richness in Canadian freshwater fishes. *Oecologia* **89**: 150-152.
- Tremblay, S. et Magnan, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 857-867.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 171-197.
- Valtonen, E. T. et Julkunen, M. 1995. Influence of the transmission of parasites from prey fishes on the composition of the parasite community of a predatory fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52** (Suppl. 1): 233-245.
- Wisniewski, W. L. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake (parasitofauna of the biocoenosis of Drunzo Lake. Part I). *Acta Parasitol. Pol.* **6**: 1-64.
- Wootton, R. 1973. The metazoan parasite-fauna of fish from Hanningfield Reservoir, Essex, in relation to features of the habitat and host populations. *Zool. Lond.* **171**: 323-331.

## RÉSUMÉ DÉTAILLÉ EN FRANÇAIS

IMPACTS DE L'INTRODUCTION DU MULET À CORNES, *Semotilus atromaculatus*, ET  
DE LA MORPHOMÉTRIE DES LACS, SUR LA FAUNE PARASITAIRE DE L'OMBLE  
DE FONTAINE, *Salvelinus fontinalis*, DANS LES LACS DU BOUCLIER LAURENTIEN

## 1. Introduction

Beaucoup de lacs du bouclier laurentien contiennent plus d'une espèce de poissons. Toutefois, il est fréquent que certains d'entre-eux soient composés d'une espèce indigène, l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, vivant en sympatrie avec une ou plusieurs espèces introduites. Ces introductions ont été faites il y a environ 70 ans par les pêcheurs utilisant des poissons-appâts dont certains cyprinidés et catostomidés. Ces introductions ont eu des effets significatifs sur les populations d'ombles de fontaine. L'introduction du meunier noir, *Catostomus commersoni*, a eu pour effet de déplacer la niche alimentaire de l'omble de fontaine du zoobenthos vers le zooplancton (Magnan, 1988, 1989; Tremblay et Magnan, 1991). Les mêmes études ont également démontré qu'en présence du mulot à cornes, *Semotilus atromaculatus*, l'omble de fontaine déplaçait sa niche alimentaire du zoobenthos vers le zooplancton; ce déplacement n'est que partiel toutefois, puisque le mulot à cornes est un compétiteur inférieur au meunier noir (Magnan, 1988, 1989; Tremblay et Magnan, 1991). Sachant que bon nombre des parasites métazoaires que possède un poisson lui sont transmis par l'alimentation, il devenait intéressant d'étudier l'effet du changement de niche alimentaire de l'omble de fontaine sur sa faune parasitaire. Une étude récente visant à mettre en évidence l'impact de l'introduction du meunier noir sur la communauté parasitaire de l'omble de fontaine a démontré que les parasites métazoaires du meunier noir ont réussi à coloniser les lacs à ombles de fontaine, sans toutefois qu'il y ait d'échanges importants de



parasites entre ces deux espèces de poissons (Dubois *et al.*, 1996). La même étude a également démontré qu'en présence du meunier noir, l'omble de fontaine contenait plus de parasites transmis par le zooplancton et moins de parasites transmis par le zoobenthos. Qu'en est-il de l'omble de fontaine lorsqu'en présence du mulot à cornes? Trois hypothèses ont été émises: (1) les parasites du mulot à cornes ont également réussi à coloniser les lacs du bouclier laurentien, (2) un échange de parasites entre le mulot à cornes et l'omble de fontaine est intervenu en raison du recouvrement plus important au niveau de leur distribution spatiale et de leur niche alimentaire (Magnan et FitzGerald, 1982; Lacasse et Magnan, 1992) et (3) le déplacement de niche alimentaire de l'omble de fontaine a eu des répercussions sur sa faune parasitaire. Par conséquent, les trois premiers objectifs poursuivis par ce projet ont été de (1) déterminer si les parasites du mulot à cornes avaient réussi à coloniser les lacs du bouclier laurentien, (2) déterminer s'il y avait eu échange de parasites métazoaires entre le mulot à cornes et l'omble de fontaine et (3) évaluer l'effet du déplacement de niche alimentaire de l'omble de fontaine sur sa faune parasitaire, lorsque celui-ci est en présence du mulot à cornes.

Plusieurs autres facteurs potentiels ont été identifiés pour expliquer la structure des communautés parasitaires des poissons. Certains considèrent que la faune parasitaire d'un poisson est constante en dépit des différences limnologiques et géographiques qui existent entre les lacs (Halvorsen, 1971; Wootten, 1973; Andersen et Valtonen, 1990; Valtonen et Julkunen, 1995; Dubois *et al.*, 1996). D'autres croient plutôt que les différences observables entre la faune parasitaire d'une espèce de poisson présente dans des habitats différents sont le résultat des

échanges de parasites entre les différentes espèces de poissons (Wisniewski, 1958; Dogiel, 1961; Kennedy, 1978a; Leong et Holmes, 1981; Esch *et al.*, 1988; Marcogliese et Cone 1991a). Enfin, d'autres attribuent la structure des communautés parasitaires aux épisodes stochastiques de colonisation et d'extinction des habitats (Kennedy, 1978a, 1978b, 1981, 1985; Kennedy *et al.*, 1986, 1991; Esch *et al.*, 1988; Kennedy et Fitch, 1990; Hartvigsen et Kennedy, 1993) ou à la morphométrie des lacs (Wisniewski, 1958; Dogiel, 1961; Marcogliese et Cone, 1991b).

Des travaux récents suggèrent que la profondeur moyenne d'un lac a un effet déterminant sur la communauté parasitaire d'un plan d'eau (Marcogliese et Cone, 1991b; Dubois *et al.*, 1996). Un lac peu profond, supportant une plus grande zone littorale, comporterait une communauté parasitaire composée d'une proportion plus importante de stades larvaires de parasites ayant pour hôtes définitifs des oiseaux et mammifères piscivores, caractéristiques de ces milieux (Marcogliese et Cone, 1991b). Un lac profond, supportant généralement une plus faible zone littorale, comporterait une communauté parasitaire composée d'une plus grande proportion de parasites qui ont pour hôtes intermédiaires des éléments du zooplancton, en raison d'une moins grande accessibilité du zoobenthos (Marcogliese et Cone, 1991b).

Le quatrième objectif de ce projet visait donc à vérifier si la profondeur moyenne des lacs affectait la structure de la communauté parasitaire de l'omble de fontaine.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Impact de l'introduction du mulet à cornes

Trois lacs à populations allopatriques d'ombles de fontaine ainsi que trois lacs à populations sympatriques d'ombles de fontaine et de mulets à cornes ont été échantillonnés et comparés. Ces lacs ont également été comparés aux lacs échantillonnés par Dubois *et al.* (1996). Tous ces lacs étaient situés dans la Réserve faunique Mastigouche au nord de Trois-Rivières. Les ombles ont été capturés à l'aide de filets maillants multifilaments alors que les mulets ont été capturés à l'aide de nasses à ménés. Les poissons capturés ont été disséqués et leurs parasites identifiés (ombles et mulets) et dénombrés (ombles) selon les méthodes standards utilisées en parasitologie.

### 2.2. Impact de la morphométrie des lacs

Quatre des six lacs à populations allopatriques d'ombles de fontaine qui ont été échantillonnés dans le cadre de ce mémoire et par Dubois *et al.* (1996) ont été considérés comme peu profonds (< 8 m) (trois de ces lacs provenaient de l'étude de Dubois *et al.*, 1996) alors que les deux autres ont été considérés comme profonds (> 8 m). Ces six lacs ont été comparés afin de mettre en évidence un effet de la profondeur moyenne des lacs sur la faune parasitaire de l'omble de fontaine.

### 3. Résultats

#### 3.1. Impact de l'introduction du mulot à cornes

Onze espèces de parasites ont été identifiées chez le mulot à cornes (*Dactylogyrus attenuatus*, deux espèces de *Neascus*, une espèce de *Diplostomulum*, *Clinostomum marginatum*, *Allocreadium lobatum*, *Rhabdochona cascadii*, *Sterliadochona ephemeridarum*, *Pseudocapillaria tomentosa*, *Neoechinorhynchus saginatus* et *Echinorhynchus lateralis*, et quatorze chez l'omble de fontaine (*Apophallus* sp., une deuxième espèce de *Diplostomulum*, *C. marginatum*, *Crepidostomum farionis*, *Crepidostomum cornutum*, *Diphylobothrium* sp., *Eubothrium salvelini*, *S. ephemeridarum*, *R. cascadii*, *Paracuarina adunca*, *Raphidascaris* sp., *E. lateralis*, *N. saginatus* et *Salmincola edwardsii*). Huit des onze espèces retrouvées chez le mulot ont réussi à coloniser les lacs de la région (*D. attenuatus*, les deux espèces de *Neascus*, *Diplostomulum* sp.1, *A. lobatum*, *R. cascadii*, *P. tomentosa* et *N. saginatus*). Deux espèces parasitaires du mulot ont été échangées avec l'omble de fontaine (*R. cascadii* et *N. saginatus*) et deux espèces de l'omble ont été échangées avec le mulot (*S. ephemeridarum* et *E. lateralis*). Le nombre moyen de parasites acquis par l'alimentation sur des hôtes intermédiaires benthiques (*C. farionis*, *C. cornutum*, *S. ephemeridarum*, *R. cascadii*, *P. adunca*, *Raphidascaris* sp., *E. lateralis* et *N. saginatus*) était significativement plus élevé chez les populations allopatriques d'ombles de fontaine que chez les populations d'ombles de fontaine et de mulots à cornes.

### 3.2. Impact de la morphométrie des lacs

Les stades larvaires de la plupart des parasites étaient peu abondants, voire absents, des ombles vivant dans les lacs profonds, suggérant que leurs hôtes définitifs aviens ou mammaliens étaient peu communs dans ces lacs.

## 4. Discussion

### 4.1. Impact de l'introduction du mulot à cornes

Dans la Réserve Mastigouche, quatre des huit espèces de parasites qui ont colonisé les lacs du bouclier laurentien étaient des spécialistes. Amin et Minckley (1996) considèrent que les parasites généralistes sont de meilleurs colonisateurs que les spécialistes.

Dans les lacs du bouclier laurentien, la plupart des espèces qui ont colonisé possèdent un cycle vital complexe (à deux hôtes ou plus). Bauer et Hoffman (1976) et Bauer (1991) affirment que les meilleurs colonisateurs sont les espèces avec les cycles vitaux les plus simples, de même que les espèces pour lesquelles les hôtes intermédiaires sont cosmopolites ou qui utilisent une grande variété d'hôtes intermédiaires. Marcogliese et Cone (1991b) rapportent aussi que les espèces ubiquistes le sont en raison de la simplicité de leur cycle vital ou de l'abondance et la distribution de leurs hôtes intermédiaires. L'abondance et la distribution d'hôtes intermédiaires adéquats a toutefois pu faciliter l'établissement de ces parasites dans les lacs du bouclier laurentien.

Dans les lacs de la Réserve Mastigouche, la plupart des espèces qui ont colonisé sont autogéniques. Esch *et al.* (1988) attestent que les espèces allogéniques ont un potentiel colonisateur plus élevé dû à la capacité de leurs hôtes de traverser les barrières qui se dressent entre les habitats. Des résultats similaires ont été obtenus par Kennedy et Fitch (1990), Marcogliese et Cone (1991b) et Kennedy (1994). L'introduction anthropogénique du mulot à cornes a pu faciliter l'établissement d'espèces autogéniques dans ces lacs en accélérant leur potentiel colonisateur (Dubois *et al.*, 1996).

Kennedy (1994) considère de plus que le succès colonisateur est dû aux similitudes biotiques et abiotiques entre le site d'origine et le site colonisé. Il semble pourtant que les lacs oligotrophiques du bouclier laurentien aient été colonisés par des espèces provenant des eaux eutrophes du bassin du Saint-Laurent.

Le fait que certaines espèces de parasites ont été échangées entre l'omble de fontaine et le mulot à cornes alors que d'autres ne l'ont pas été, porte à croire qu'il existe une dimension phylogénétique à la structure des communautés de parasites.

Certains auteurs attestent que la structure des communautés parasitaires dépend des espèces hôtes en présence et des interactions entre celles-ci (Wisniewski, 1958; Chubb, 1963, 1970; Esch, 1971; Price et Clancy, 1983; Kennedy *et al.*, 1986a; Aho et Bush, 1994; Dubois *et al.*, 1996). Le déplacement de niche alimentaire de l'omble de fontaine en présence du mulot à cornes a eu pour effet de diminuer le recrutement de parasites transmis par les hôtes intermédiaires benthiques.

#### 4.2. Impact de la morphométrie des lacs

Contrairement aux prédictions de Marcogliese et Cone (1991b), les parasites transmis par le zooplancton dans les lacs du bouclier laurentien étaient plus abondants dans les lacs peu profonds que dans les lacs profonds. Marcogliese et Cone (1991b) ont suggéré que dans les lacs profonds, où le benthos est moins accessible, les poissons devraient posséder une plus forte proportion de parasites transmis par le zooplancton. Ils ont de plus proposé que les poissons vivant dans des lacs peu profonds devraient posséder une plus forte proportion de parasites larvaires allogéniques que les poissons qui vivent dans des lacs profonds, à cause de l'accessibilité du benthos et des poissons pour les oiseaux et mammifères piscivores. La faible abondance ou l'absence de parasites allogéniques comme *Apophallus* sp., *Tetracotyle* sp., *C. marginatum* et *P. adunca* des lacs profonds du bouclier laurentien, couplé avec l'abondance d'*Apophallus* sp. dans certains lacs peu profonds du bouclier laurentien, suggèrent un effet de la profondeur moyenne des lacs, supportant ainsi l'hypothèse de Marcogliese et Cone (1991b).

#### 5. Conclusions

L'introduction du mulot à cornes a eu un impact considérable sur la communauté parasitaire des lacs du bouclier laurentien, de même que sur la communauté parasitaire de l'omble de fontaine. La communauté parasitaire des ombles a été modifiée suite à des échanges de parasites avec le mulot à cornes, suite à son déplacement de niche alimentaire en présence du mulot à cornes et aux variations inter-lacs dues à la profondeur moyenne.